

БИОХИМИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ТРОФНОСТИ МОРСКИХ ЭКОСИСТЕМ.

АГАТОВА А.И., ЛАПИНА Н.М., ТОРГУНОВА Н.И. (ВНИРО)

Биохимический мониторинг морских экосистем, основой которого является изучение пространственно-временной изменчивости концентраций растворенного и взвешенного органического вещества (РОВ и ВОВ, соответственно), его основных биохимических компонентов (белков, углеводов, липидов и нуклеиновых кислот), а также скоростей преобразования органического вещества (ОВ), дает возможность проследить за изменением как первичной продуктивности, так и продуктивности высших трофических уровней экосистемы.

Проведенный нами в различные сезоны биохимический мониторинг прибрежных и глубоководных экосистем северных (Баренцево, Белое, Охотское, Берингово, Норвежское) и южных (Черное, Азовское, Каспийское) морей позволил определить с большой точностью запасы ОВ, биохимический состав ОВ и скорости его трансформации.

Органическое вещество. ОВ в море – это интегральный показатель, который зависит от трофности вод, от величины стока, от соотношения скоростей продукционно-деструкционных процессов. Репрезентативными показателями содержания РОВ и ВОВ являются соответственно концентрации растворенного и взвешенного органического углерода ($C_{орг}$). В таблице 1 представлены данные по концентрациям этих показателей в исследованных морях, позволяющие судить о запасах ОВ, трофности и о потенциальной величине биологической продукции в них.

Как видно из таблицы, самые большие запасы ОВ характерны для Черного, Азовского и Каспийского морей. Однако, если в прибрежной зоне Черного моря концентрации ОВ находятся в пределах 3-5 мг/л, повышаясь от Кавказского к Болгарскому шельфу (максимальные поверхностные концентрации $C_{орг}$ обусловлены влиянием стока р Дунай), а высокие концентрации (10-12 мг/л) наблюдаются в пелагиали, то в экосистемах Каспийского моря самые высокие концентрации $C_{орг}$ характерны для прибрежных зон, а в Азовском море – для мелководного Таганрогского залива. Характерной особенностью ОВ Азовского моря является большая доля в нем ВОВ (до 35%), тогда как для других южных морей России эта величина не превышает 10 % (табл.1).

В прибрежной зоне Черного моря на содержание ОВ оказывает большое влияние как береговой сток, так и обмен "вода-дно". Усиленная в последнее десятилетие антропогенная нагрузка вызывает бурное развитие микроорганизмов, которые не только

потребляют поступающее с береговым стоком ОВ, но укорачивают трофические цепи в потреблении первичнопродуцируемого ОВ. Это приводит к развитию таких неприхотливых видов как желетельные моллюски и медузы, вытесняющие ценные породы промысловых рыб. В пелагиали Черного моря запасы ОВ на порядок превышают его запасы в Мировом океане за счет накопления растворенного $C_{орг.}$ в глубинных сероводородных водах, что делает его практически недоступным для потребления на высших трофических уровнях экосистемы.

Таблица 1. Концентрации растворенного и взвешенного органического углерода в различных морях.

МОРЕ	$C_{орг. \text{ раств.}}$ мг/л	$C_{орг. \text{ взв.}}$ мг/л
Азовское море	4.8-11.9	0.50-3.00
Черное море	2.0-12.0	0.11-1.65
Каспийское море	5.0-20.0	0.07-1.17
Охотское море	1.5-6.0	0.01-0.75
Берингово море	1.5-6.0	0.30-1.10
Баренцево море	1.2-5.4	0.03-0.23
Норвежское море	1.2-6.4	0.04-0.64
Белое море	2.0-10.7	0.05-0.73

В экосистемах же Каспийского и Азовского морей достаточно запасов ОВ для обеспечения их высокой рыбопродуктивности. Здесь имеет место большой вклад аллохтонного ОВ в пищевую цепь за счет включения его в общий круговорот ОВ через бактериальное звено. Это дает дополнительное вещество и энергию для высших трофических уровней экосистемы, поддерживая их высокую рыбопродуктивность.

В Белом море максимальные концентрации $C_{орг.}$ зафиксированы в Двинском заливе (до 20 мг/л) и связаны с поступлением сюда вод р. Северная Двина. В другие заливы Белого моря (Онежский и Кандалакшский) реки приносят в 3 – 5 раз меньше ОВ.

Интенсивные процессы преобразования ОВ в Охотском, Беринговом и Баренцевом морях позволяют наиболее полно использовать первично продуцированное вещество и энергию, что обеспечивает и поддерживает высокую продуктивность высших трофических уровней этих экосистем, несмотря на более низкие запасы ОВ в них по сравнению с Каспийским, Азовским и Черным морями.

Для всех исследованных морей наибольшая временная изменчивость концентраций ОВ проявляется именно в прибрежной зоне и в основном определяется антропогенной нагрузкой и влиянием стока больших и малых рек.

В зонах смешения морских и речных вод (Двинский и Онежский заливы Белого моря, Анадырский залив Берингова моря, Печорская губа Баренцева моря, прибрежная зона Черного моря, Северный Каспий, Таганрогский залив Азовского моря) выделены два основных процесса, которые определяют количественные и качественные изменения РОВ и ВОВ – это физико-химический процесс флокуляции и процесс создания биогидрохимического барьера, когда в популяции микропланктона увеличивается количество гетеротрофных организмов, что способствует быстрой утилизации поступающего с речным стоком ОВ и, как следствие этого, концентрации РОВ уменьшаются в 2-3 раза и значительно увеличиваются концентрации ВОВ.

Биохимический состав ОВ. Изучение биохимического состава ОВ позволяет, с одной стороны, судить о происхождении ОВ, а с другой стороны - проследить за его трансформацией в морских экосистемах. Изменения концентраций основных биохимических компонентов РОВ и ВОВ, а также их соотношений как по вертикали, так и по горизонтали, главным образом, определяются биологической активностью автотрофных и гетеротрофных обитателей экосистем шельфа и глубоководных районов. Биохимический состав ОВ меняется в зависимости от интенсивности первичного продуцирования и от интенсивности преобразования ОВ вторичными продуцентами.

Во всех исследованных морях основными биохимическими компонентами РОВ являются углеводы, а ВОВ - белок. При интенсивном первичном продуцировании доля углеводов в ВОВ возрастает и становится соизмеримой с белком.

Основным продуктом первичного продуцирования являются углеводы, которые затем преобразуются как в результате клеточного метаболизма, так и метаболизма всей экосистемы водоема. Во всех морях отмечена высокая корреляция между количеством взвешенных углеводов и биомассой фитопланктона, а также между интенсивностью первичного продуцирования (ПП) и количеством растворенных углеводов [Агатова и др., 1998; 2001; 2002А]. Поэтому количественное изучение распределения углеводов во времени и пространстве дает представление об интенсивности первичного продуцирования и изменении запасов вещества и энергии в процессе трансформации ОВ в морских экосистемах.

Как правило, основными компонентами РОВ, особенно в фотическом слое, являются углеводы, концентрации которых подвержены довольно значительным сезонным колебаниям, составляя от 10% до 70% растворенного ОВ [Агатова и др., 2000; Агатова и др., 2002А; Biddanda, Benner, 1997; Biersmith, Benner, 1998]. В зонах интенсивного

первичного продуцирования углеводы находятся, главным образом, в форме полисахаридов (70%-94%), богатых галактозой и деоксисахарами [Biersmith, Benner, 1998]. Однако в зависимости от состава популяции фитопланктона в эксудатах могут преобладать кислые полисахариды, устойчивые к бактериальному разложению [Aluwihare, Repeta, 1999].

Интенсивность продукционно-деструкционных процессов влияет и на соотношение между растворенными и взвешенными углеводами. Так, в местах интенсивного фотосинтеза и большой биомассы микрофитопланктона концентрации взвешенных углеводов составляют 10% - 30% от концентрации растворенных. Когда же скорость деструкции превышает скорость ПП, а также в глубинных водах, концентрации взвешенных углеводов составляют 0.5% – 2% от концентрации растворенных [Агатова и др., 1998; Мунени, Los, 1995]. Взвешенные углеводы в фотическом слое могут увеличиваться не только за счет увеличения биомассы автотрофного микропланктона во время цветения, но также могут образовываться в результате интенсивного перемешивания из растворенных полимеров сахаров, выделяемых при фотосинтезе [Ziegler, Benner, 1999].

Главным поставщиком углеводов из фотического слоя в глубинные слои и в осадок является фракция взвеси [Hamanaka et al., 2002]. Как правило, наряду с белком углеводы составляют основную долю в осажденном ОБ [Агатова и др., 2002Б; Arnosti, Holmer, 1999]. Их содержание в ОБ осадка может изменяться от 85% до 25%. Причем вклад углеводов в осажденное ОБ равномерно уменьшается от поверхности осадка до слоя 25 см. Эта закономерность проявляется в той или иной мере в осадках как шельфа, так и пелагиали на всех широтах и, по-видимому, связана с разными скоростями потребления углеводов микробентосом в придонной воде, на поверхности и в более глубоких слоях осадка [Bauer, Druffel, 1998].

Белок и свободные аминокислоты (АК) являются соединениями, определяющими запасы органического азота ($N_{орг}$) в морской экосистеме. Основным компонентом (65%) средней фракции морского планктона является белок [Hedges et al., 2002]. Поэтому концентрация белка может дать представление о количестве гетеротрофных организмов – главных трансформаторов как автохтонного, так и аллохтонного ОБ [Агатова и др., 2001].

Если основным биохимическим компонентом РОВ являются углеводы, то белок является основным биохимическим компонентом ВОВ, хотя, при интенсивном первичном продуцировании доля углеводов во взвеси возрастает и становится соизмеримой с белком. Максимальные концентрации взвешенного белка характерны для поверхностных вод, а также для вод в слое пикноклина и в зоне шельфа, где не только интенсивно ПП, но и развивается много микрогетеротрофов на аллохтонном ОБ [Coban-Yildiz et al., 2000]. Как

правило в этих водах отмечаются и увеличенные концентрации растворенного белка, связанные, скорее, с увеличением биомассы пикопланктона, а не с увеличением количества истинно растворенного белка [Tanoue, 1995].

В поверхностных водах обнаружен еще один механизм накопления белка. При сильной радиации высокомолекулярные ОВ распадаются на более простые соединения, которые быстро усваиваются бактериопланктоном, что приводит к повышению концентраций как взвешенного, так и растворенного белка. Особенно этот механизм важен в прибрежных водах при усвоении экосистемой аллохтонного ОВ [Engelhaupt et al., 1999].

Белки и полипептиды являются главными поставщиками $N_{орг}$ для бентоса, они легко и прочно сорбируются на глинистых частицах и на поверхности осадков. Наряду с углеводами белки составляют основную долю ОВ в осадках, причем, в отличие от углеводов, вклад белка в ОВ практически равномерно увеличивается от поверхности осадка до слоя 25 см (в среднем от 20% до 40%). Такое увеличение может быть связано как с накоплением биомассы мейо- и микробентоса в толще осадка [Holcombe et al., 2001], так и с интенсивным гидролизом белков и полипептидов на границе вода-дно, что обуславливает большую скорость противотока растворенного $N_{орг}$, т.е. удаление его с поверхности осадка.

Концентрация белка, особенно во взвеси, дает представление о количестве гетеротрофных микроорганизмов, которые являются основными трансформаторами как автохтонного, так и аллохтонного ОВ. По изменению его концентраций можно не только проследить за изменением биомассы микропланктона, но также оценить запасы органического азота в изучаемой экосистеме. Максимальные концентрации взвешенного белка поэтому характерны для зоны шельфа, где не только интенсивно первичное продуцирование, но и развивается много микрогетеротрофов на аллохтонном ОВ. Здесь могут наблюдаться и большие концентрации растворенного белка, отражающие биомассу пикопланктона.

Кроме белка в содержании взвешенного и растворенного органического азота большой вклад вносят нуклеиновые кислоты (НК). Они являются важными поставщиками не только органического азота, но и органического фосфора. В морской среде НК в основном продуцируют активно растущие микроорганизмы и усваивают гетеротрофные бактерии, гидролизующие их внутриклеточными и внеклеточными нуклеазами. Оборот НК в экосистеме водоема происходит очень быстро (в течение 3-6 ч.), поэтому, несмотря на их небольшое относительное содержание в ОВ, их вклад в круговорот азота и фосфора очень велик. Высокое содержание растворенных и взвешенных НК и превышение их

содержания над концентрациями растворенного белка находятся в тесной связи с наличием здесь скоплений рыбы и зоопланктона.

Липиды, благодаря своей большой химической устойчивости, могут служить трассерами поступления ОВ в данную акваторию и распространения в ней. Кроме того, высокие концентрации растворенных липидов находятся в тесной связи с наличием скоплений рыбы и зоопланктона, например, на шельфе Западной Камчатки и в водах Южных Курил.

Для вертикального распределения ОВ и его биохимических компонентов, особенно в пелагиали, характерно неравномерное распределение с наличием максимумов и минимумов, связанных в основном с распределением авто- и гетеротрофного микропланктона.

Биохимический метод оценки биомассы микропланктона. В морских экосистемах значительный вклад в продуктивность и кормовую базу для высших трофических уровней вносят мелкие и мельчайшие формы как автотрофного, так и гетеротрофного планктона: микро-(15-50 мкм), нано-(2-15 мкм) и пико- (<2 мкм). Прямые методы выделения и определения биомассы мелких форм (микроскопирование) очень трудоемки и не позволяют быстро получить количественные оценки по содержанию и распределению биомассы тех или иных организмов. В то же время оценка биомассы фитопланктона по концентрациям фитопигментов (в основном, хлорофилла "а") может давать разброс величин на два порядка, т.к. концентрации фитопигментов в популяции фитопланктона зависят как от физиологического состояния клетки, так и от состава популяции в данной экосистеме.

Биохимический состав органического вещества (ОВ) в море, особенно взвешенного (ВОВ), в основном зависит от биохимического состава образующих его планктонных клеток. В клетках фитопланктона (в пересчете на сухой вес) 50% приходится на белок, 30% - на углеводы, 10% - на липиды и 10% - на НК, а в клетках бактериопланктона: 50% - на белок, 12% - на углеводы, 8% - на липиды и 30% - на НК [Парсонс и др., 1982], поэтому интенсивность процессов первичного продуцирования в основном должна отражаться на изменении количества взвешенных углеводов. Во всех исследованных морях нами была отмечена высокая корреляция между количеством взвешенных углеводов и биомассой фитопланктона, а также между интенсивностью первичного продуцирования и количеством растворенных углеводов. Довольно высокая положительная корреляция существует и между концентрацией взвешенного и растворенного белка и биомассой разных размерных групп гетеротрофного бактериопланктона. Исходя из соотношения основных биохимических компонентов в клетках фитопланктона и в клетках бактериопланктона предложены формулы для расчета их биомассы.

Биомасса микрофитопланктона размерностью от 1.0 до 50 мкм рассчитывается по концентрациям взвешенных углеводов, а менее 1.0 мкм - по концентрации растворенных углеводов, т.е.: $B_{\phi} = 3.3 C_{уг}$, где B_{ϕ} – биомасса фитопланктона, мг/м³; $C_{уг}$ – концентрация углеводов, мг/м³.

Биомасса гетеротрофного микро- и нанопланктона оценивается по концентрациям взвешенного белка, а концентрации растворенного белка позволяют рассчитать биомассу гетеротрофного пикопланктона, т.е.: $B_{гет} = 2.0 C_{б}$, где $B_{гет}$ – биомасса гетеротрофного планктона, мг/м³; $C_{б}$ – концентрация белков, мг/м³.

На основании собственных и литературных данных нами были разработаны определенные биохимические методические подходы, позволяющие оценить биомассы фито- и бактериопланктона.

Концентрация взвешенного белка, собранного в результате фильтрации проб морской воды через стекловолоконный фильтр GF/F, определяет общую биомассу микропланктона размерностью от 0.2 до 50 мкм. Концентрация растворенного белка (белка, оставшегося в воде после фильтрации) определяет общую биомассу пикопланктона размерностью <0.2 мкм. Отношение хлорофилл “а”/белок (Хл/Б) используется как биохимический показатель биомассы фитопланктона относительно общей биомассы в соответствующей фракции. Биомассу автотрофного микропланктона можно также определить, исходя из концентраций взвешенных углеводов. Величина отношения Хл/Б используется также для оценки трофности вод, т.к. Дортч и Паккардом было показано, что это отношение уменьшается от эвтрофных к олиготрофным водам за счет уменьшения биомассы фитопланктона и увеличения биомассы бактерий и мелкого зоопланктона [Dortch, Packard, 1989].

По результатам исследований в Черном море проведено сопоставление из одной и той же пробы данных непосредственных микробиологических измерений количества и биомассы различных форм микропланктона с соответствующими биохимическими показателями в различных водах Черного моря для быстрой и репрезентативной оценки биомассы микро-, нано- и пикоформ как авто-, так и гетеротрофного планктона по концентрациям вышеуказанных биохимических компонентов в воде и во взвеси (табл. 2). Для этого, из одной пробы морской воды выделяли микро-, нано- и пикопланктон, с одной стороны, а из другой – взвешенное вещество. Взвешенное вещество представляет собой фракцию, полученную после фильтрации предварительно пропущенной через газ с ячейей 60 мкм морской воды на фильтре GF/F (размер пор 0.5 мкм). В этой фракции определяли взвешенные углеводы и белки. Затем были подсчитаны коэффициенты корреляций между суммарной биомассой всех размерных групп мелких форм автотрофного планктона и концентрациями взвешенных углеводов, а также мелких форм гетеротрофного планктона

и концентрациями взвешенного белка отдельно для разных районов моря. Во всех случаях полученные значения коэффициентов корреляции обладали высоким уровнем значимости ($P=0.01$).

Таблица 2. Значения коэффициентов корреляции между биомассой гетеротрофных микроорганизмов и концентрациями взвешенного белка (R_G), а также биомассой автотрофного микропланктона и концентрациями взвешенных углеводов (R_A) в различных зонах Черного моря (R – табличные значения для данной выборки при уровне значимости $P=0.01$).

Район	Число определений	R	R_G	R_A
Пелагиаль	55	0.341	0.518	0.478
Фотический слой	24	0.530	0.584	0.606
Шельф	33	0.450	0.720	0.715
Континентальный скл	23	0.530	0.823	0.641

Сопоставление значений биомасс, полученных при непосредственном подсчете клеток различных размерных групп автотрофного и гетеротрофного планктона и рассчитанных по формулам, исходя, соответственно, из концентраций взвешенных и растворенных углеводов и взвешенного и растворенного белка, показало практически полное совпадение этих значений с отклонением $\pm 5\%$.

Таблица 3. Средняя биомасса гидробионтов в экосистемах различных морей России

Море		Фитопланктон, $г/м^3$	Бактериопланктон, $г/м^3$	Зоопланктон, $г/м^3$
Черное море	шельф	1.65*/2.88**	0.42*/1.2***	3.00*
	пелагиаль	0.22/0.59	0.12/0.51	0.75
Каспийское море	шельф	2.75/2.85	0.55/1.70	0.50
	пелагиаль	0.20/0.45	0.14/0.62	0.14
Белое море	шельф	1.10/4.20	0.38/1.35	0.25
	пелагиаль	0.16/0.52	0.52/0.54	0.33
Берингово море	шельф	0.70/2.10	0.29/0.82	1.65
	пелагиаль	0.15/0.29	0.40/0.52	0.40
Охотское море	шельф	1.08/2.10	0.23/0.53	1.95
	пелагиаль	0.20/0.39	0.11/0.60	0.73

* - литературные данные [Моисеев П.А., 1969]

** - рассчитанные по концентрации углеводов;

*** - рассчитанные по концентрации белков.

Таким образом, такие биохимические показатели, как концентрации углеводов и белка, позволяют быстро и с большой точностью оценить биомассу мелких форм планктона в морских водах различной трофности. Эти исследования были выполнены на шельфе и пелагиали Черного моря, и показали, что более 50% ОВ в кормовой базе различных районов моря создается за счет ее микроорганизмов.

Таблица 4. Средняя биомасса зоопланктона и рыбы и их обеспеченность пищей в различных морях России (для зоопланктона КК=5, для рыбы КК=10).

Море	Зоопланктон, ($\times 10^6$ т)			Рыба, ($\times 10^6$ т)			
	Биомасса	Обеспеченность пищей		Биомасса	Обеспеченность пищей		
		без учета пико- и наноформ	с учетом пико- и наноформ		без учета пико- и наноформ	с учетом пико- и наноформ	исходя из биомассы зоопланктона
Черное	11.4	7.23	15.6	0.90	0.72	1.56	1.14
Каспийское	21.8	13.1	21.0	1.80	1.31	2.10	2.18
Белое	2.2	0.86	2.64	0.02	0.09	0.26	0.22
Берингово	306	287	685	12.40	28.70	68.5	30.6
Охотское	183	111	246	7.30	11.10	24.6	18.3

На основе изучения качественного состава ОВ предложен биохимический метод оценки тотальной биомассы автотрофного и гетеротрофного микро-, нано- и пикопланктона в морских водах различной трофности, исходя из концентраций взвешенных и растворенных углеводов и белка, соответственно (табл.3).

Это позволило сделать переоценку средней биомассы бактерио- и микрозоопланктона и показать, что с учетом их пико- и наноформ обеспеченность ихтиофауны пищей возрастает в 2-3 раза по сравнению с ранее принятыми стандартами (табл.4).

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 05-05-64081, 05-05-64254, 06-05-96666, 06-05-96667).

Литература

Агатова А.И., Лапина Н.М., Торгунова Н.И. Содержание основных биохимических компонентов в водах Охотского моря// 1998. Водные ресурсы. Т.25.С.206-216.

Агатова А.И., Лапина Н.М., Пропп, Л.Н., Торгунова Н.И. Распределение основных биохимических компонентов органического вещества в прикурильских водах//2000. Биология моря. Т.26.С.106-115.

Агатова А.И., Лапина Н.М., Торгунова Н.И., Кирпичев К.Б. Биохимические исследования морских экосистем солоноватых вод// 2001. Водные ресурсы. Т.28.С.470-479.

Агатова А.И., Торгунова Н.И., Лапина Н.М., Кирпичев К.Б. Органическое вещество, его биохимический состав и скорости трансформации в глубоководной экосистеме Кандалакшского залива Белого моря. //2002. Экологическая химия. Т.11.С.105-116.

Агатова А.И., Лапина Н.М., Кирпичев К.Б. Органическое вещество донных осадков Кандалакшского залива Белого моря//2002. Геохимия. №7.с.734-741.

Моисеев П.А. Биологические ресурсы Мирового океана. М.: Пищевая пром-ть. 1969. 340 с.

Парсонс Т.Р., Такахаши М., Харгрейв Б. Биологическая океанография. М.: Легкая и пищ. пром-ть. 1982. с.53-59.

Aluwihare L.I., Repeta D.J. A comparison of the chemical characteristics of oceanic DOM and extracellular DOM produced by marine algae//1999. Mar. Ecol. Prog. Ser. V.186. P.105-117.

Arnosti C., Holmer M. Carbohydrate dynamics and contributions to the carbon budget of an organic-rich coastal sediment// 1999. Geochim. Cosmochim. Acta. V.63. P.393-403.

Bauer J.E., Druffel E.R.M. Ocean margins as a significant source of organic matter to the deep open ocean//1998. Nature. V.392. P.482-485.

Biddanda B., Benner R. Carbon, nitrogen, and carbohydrate fluxes during the production of particulate and dissolved organic matter by marine phytoplankton// 1997. Limnol. Oceanogr. V.42. P.506-518.

Biersmith A., Benner R. Carbohydrates in phytoplankton and freshly produced dissolved organic matter//1998. Mar. Chem. V.63. P.131-144.

Coban-Yildiz Y., Chiavari G., Fabbri D., et al. The chemical composition of Black Sea suspended particulate organic matter: pyrolysis – GC/MS as a complementary tool to traditional oceanographic analyses//2000. Mar. Chem. V.69. P.55-67.

Dortch Q., Packard T.T. Differences in biomass structure between oligotrophic and eutrophic marine ecosystem. Deep-Sea Res. 1989. 36(2), pp.223-240.

Engelhaupt E., Bianchi T.S., Tarr M, Wetzel R.G. Effects of ultraviolet radiation on the composition and microbial utilization of dissolved organic carbon (DOC) in Bayou Trepagnier, LA // Gulf Res. Rep. 1999. V.10. pp.74-86.

Hamanaka J., Tanoue E., Hama T., Handa N. Production and export of particulate fatty acids, carbohydrates and combined amino acids in the euphotic zone//2002. *Mar.Chem.V.77.P.55-69.*

Hedges J.I., Baldock J.A., Gelinas Y., et.al. The biochemical and elemental compositions of marine plankton: A NMR perspective//2002. *Mar.Chem.V.78.P.47-63.*

Holcombe B.L., Keil R.G., Devol A.H. Determination of pore-water dissolved organic carbon fluxes from Mexican margin sediments//2001. *Limnol. Oceanogr. V.Suppl.P.298-308.*

Myneni R.B., Los S.O. Potential gross primary productivity of terrestrial vegetation from 1982-1990//*Geophysical Res.Letters. 1995.V.22.P.2617-2620.*

Tanoue E. Detection of dissolved protein molecules in oceanic waters//1995. *Mar.Chem. V.51.P.239-252.*

Ziegler S., Benner R. Dissolved organic carbon cycling in a subtropical seagrass-dominated lagoon// 1999. *Mar.Ecol.Prog.Ser. V.180.P.149-160.*