

URSZULA WORONIECKA

Zakład Hydrobiologii

Instytutu Ekologii PAN

Dziekanów Leśny k. Warszawy

Eksperymentalne badanie wpływu soli pokarmowych na produkcję naturalnych zespołów fitoplanktonowych jako metoda prognozowania tempa eutrofizacji wód

Experimental studies on the effect of nutrients on production of natural phytoplankton communities as a method for forecasting water eutrophication rate

1. Wstęp

Podstawowe znaczenie dla rozwoju fitoplanktonu w warunkach naturalnych ma obok temperatury i natężenia promieniowania słonecznego zasobność środowiska w substancje pokarmowe a szczególnie w makroelementy (takie jak N, P, C) i mikroelementy (Fe, Co, Mo, Si i inne). Optymalne stężenie tych pierwiastków i ich form w środowisku wodnym pozwala na realizację przez zespoły fitoplanktonowe maksymalnej produkcji. Obserwowane w morzach i wodach śródlądowych wartości produkcji glonów są na ogół niższe niż ich potencjalne możliwości. Istnieje więc niezgodność między aktualną produkcją glonów w danych warunkach środowiskowych a ich potencjalnymi możliwościami, przy optymalnych koncentracjach elementów pokarmowych. Glony mogą absorbować do kilku tysięcy milimoli CO_2/m^2 na dobę a obserwowane średnie wartości nie przekraczają kilkuset milimoli. Musi więc istnieć w środowisku wodnym czynnik ograniczający, a raczej kompleks czynników nie pozwalający na realizację przez glony w środowisku naturalnym potencjalnej produkcji (Verduin 1964).

Jednym z elementów tego kompleksu czynników ograniczających jest zawartość soli pokarmowych niezbędnych do prawidłowego wzrostu fitoplanktonu. Brak składnika pokarmowego lub jego niewielkie stężenie ogranicza produkcję glonów. Nadmiar może działać toksycznie. Na przykład w jeziorze Crooked produkcja fitoplanktonu jest ograniczona niskimi koncentracjami Fe w wodach epilimnetycznych (0,01—0,20 mg Fe/l. Dodanie żelaza w ilości 1 mg/l (Fe w postaci FeCl_3) powodowało natychmiastowy wzrost produkcji glonów. Dodanie na-

tomiast do tych samych wód Co w ilości 2,5 raza większej od koncentracji notowanych w badanym środowisku (2 mikrogramy Co/l) spowodowało natychmiastowe zahamowania wzrostu glonów, gdyż stężenie tego elementu pokarmowego okazało się toksyczne (Wetzel 1965).

W badaniu wpływu soli pokarmowych na produkcję fitoplanktonu wykorzystuje się eksperymenty polegające na wzbogacaniu środowiska wodnego różnymi solami mineralnymi. Woda z naturalnym zespołem glonów wzbogacana jest sztucznie w elementy pokarmowe w różnych stężeniach i kombinacjach jakościowych, a następnie obserwowana jest reakcja fitoplanktonu na zmienione tą drogą koncentracje soli. Jeśli po dodaniu do wody z naturalnym fitoplanktonem fosforu obserwowany jest wzrost produkcji glonów w środowisku wzbogaconym, tzn. że w wodach badanego jeziora są niewielkie koncentracje fosforu dostępnego dla fitoplanktonu i pierwiastek ten ogranicza produkcję glonów w warunkach naturalnych w jeziorze. Tego typu eksperymenty stosowane są również do oceny zróżnicowania zasobności w sole pokarmowe poszczególnych stref zbiornika lub jego dopływów.

Celem artykułu jest przegląd wyników eksperymentów nad wpływem soli pokarmowych na wzrost i produkcję naturalnych zespołów glonów, technik ich wykonywania, metod pomiaru oraz krytyczna ocena zastosowania tych eksperymentów do prognozowania tempa eutrofizacji i efektów rekultywacji ekosystemów wodnych.

2. Typy i technika eksperymentów stosowanych w badaniu wpływu soli pokarmowych na produkcję zespołów fitoplanktonowych

W badaniu wpływu soli pokarmowych na produkcję zespołów fitoplanktonowych stosowane są dwa główne typy eksperymentów (biotestów) ze wzbogacaniem środowiska. W pierwszym typie biotestów badana jest reakcja czystych kultur glonów wyhodowanych laboratoryjnie na przeniesienie do przefiltrowanej wody jeziornej (Potash 1956, Goldman 1959, 1961, 1965, MacPhee 1961), wody morskiej (Smayda 1964, 1974) lub wody interstycjalnej (Chu 1942, Javornicky, Fujita i Goldman 1973, Lindmark 1973, Chiou i Boyd 1974), w celu wykazania zasobności w sole pokarmowe środowiska wodnego oraz wskazania czynników pokarmowych ograniczających produkcję glonów w danym środowisku. Z reakcji wskaźnikowego gatunku wnioskuje się o możliwościach produkcji naturalnych zespołów fitoplanktonowych w zróżnicowanych pod względem zasobności w sole pokarmowe wodach. Ocena możliwości troficznych wód tymi metodami nie jest adekwatna do rzeczywistych stosunków panujących w tych zbiornikach, bowiem należy się spodziewać odmiennych właściwości fizjologicznych i ekologicznych glonów wchodzących w skład naturalnych zespołów w stosunku do reakcji pojedynczego gatunku. Zastosowanie natomiast w eksperymentach ze wzbogacaniem środowiska wodnego naturalnego zespołu glonów pozwala na ocenę możliwości produkcyjnych naturalnych zespołów fitoplanktonowych badanego zbiornika. Porównując produkcję glonów w ich naturalnych środowiskach i glonów w środowiskach wzbogaconych

w wody interstycjalne, w wody hypolimnionu (Rodhe 1948, Saraceni i Gerletti 1968) czy w wody pochodzące z dopływów do badanego zbiornika (Goldman 1964, Goldman i Armstrong 1969) wnioskuje się o warunkach najbardziej sprzyjających rozwojowi glonów. Potwierdzeniem jest szerokie obecnie stosowanie naturalnych zespołów glonów jako organizmów testowych w ocenie zasobności w sole pokarmowe różnych środowisk wodnych.

Reakcja glonów na wzbogacenie środowiska może przejawiać się w postaci natychmiastowych zmian tempa produkcji glonów, zmian liczby i biomasy komórek glonów oraz zmian koncentracji barwnika, a w eksperymentach długotrwałych także zmianami składu gatunkowego zespołu. Rodzaj zmiany jaki można obserwować w badanym układzie jest zależny od wielu czynników, a głównie czasu ekspozycji w warunkach naturalnych i ilości wody ekspozowanej wraz z glonami.

Czas ekspozycji analizowanego układu w zbiorniku wodnym stosowany w biotestach jest różny i w krótkotrwałych eksperymentach wynosi najczęściej 4 godziny (Goldman 1961, Goldman i Armstrong 1969, Kimmel i Lind 1972, Dickman 1973, Komarova 1974). W eksperymentach długotrwałych wzbogacona woda z glonami ekspozowana jest od kilku dni (Wetzel 1965, Thomas 1969) do kilku tygodni (Glooschenko i Alvis 1973, Javornický, Fujita i Goldman 1973), obejmuje też ekspozycję kilkumiesięczną (Dickman 1973).

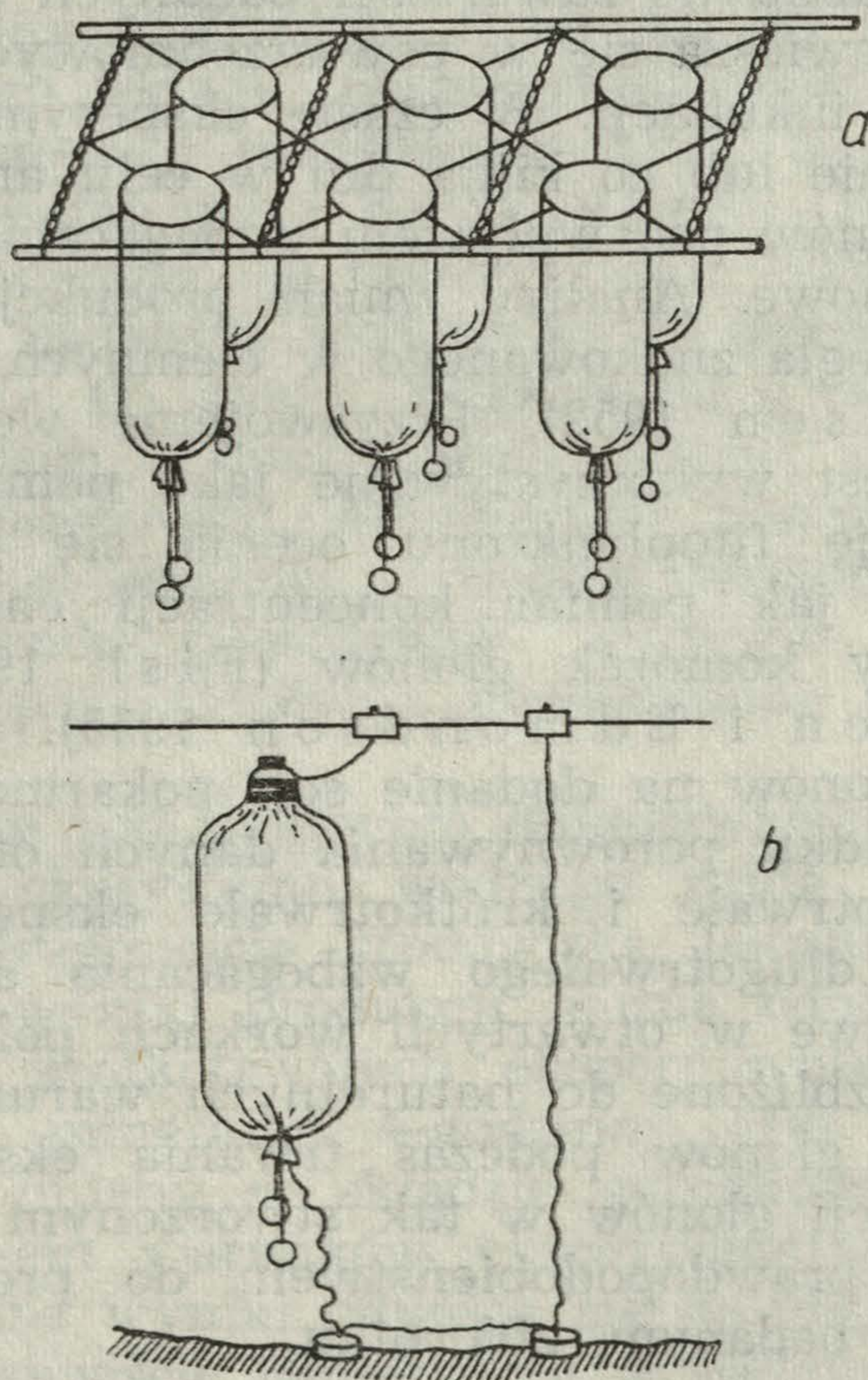


Fig. 1. Dwa rodzaje worków polietylenowych używanych w eksperymentach ze wzbogaceniem środowiska wodnego

a — otwarte, b — zamknięte

Two kinds of polyethylene bags used in experiments on enrichment of a water habitat

a — open, b — closed

Ilość wody eksponowanej wraz z fitoplanktonem jest różna, jak również zróżnicowane są naczynia, w których odbywa się ekspozycja. Mogą to być szklane butelki o pojemności 100 ml, otwarte worki polietylenowe o pojemności 10—30 litrów zanurzone w powierzchniowych warstwach wody. Otwarta powierzchnia górna zapewnia naturalne warunki temperatury i oświetlenia dla rozwijającego się fitoplanktonu (fig. 1a) (K o m a r k o v a 1974). Mogą to być również worki polietylenowe zamknięte o pojemności 4000—6000 l i większe, zamknięte z obu stron, zawieszane pod powierzchnią wody, często również na całej głębokości zbiornika. W zamkniętych pojemnikach fitoplankton jest napowietrzany i mieszany dzięki dopływowi powietrza przez specjalne węże gumowe (fig. 1b) (K o m a r k o v a 1974, O s t r o f s k y i D u t h i e 1975). Inną odmianą tego rodzaju urządzeń są cylindry (rury) o średnicy od kilku do kilkudziesięciu metrów, sięgające od powierzchni do dna zbiornika, oddzielające pewien fragment środowiska (G o l d m a n 1962, L u n d 1972).

Biotesty polegające na wzbogacaniu środowiska wodnego solami mineralnymi wykonuje się w następujący sposób: Woda pobrana z powierzchniowych warstw zbiornika filtrowana jest przez siatkę planktonową (w wypadku użycia butelek i worków polietylenowych o małej objętości wody) w celu zatrzymania dużych form zooplanktonu. Wodą wypełnia się naczynia eksperymentalne, a następnie wzbogaca środowisko w sole pokarmowe w odpowiednich kombinacjach jakościowych i ilościowych w stosunku do zawartości badanych soli w wodzie analizowanej. Naczynia zawieszają się w powierzchniowych wodach zbiornika na wyznaczony czas inkubacji. W czasie eksperymentu pobierany jest fitoplankton codziennie lub co kilka dni w celu analizy zmian w produkcji i biomasy glonów pod wpływem wzbogacania środowiska w różne elementy pokarmowe. Analizy zmian produkcji dokonuje się metodą przyswajania węgla znakowanego w ciemnych i jasnych butelkach (S t e e m a n n N i e l s e n 1952). Przyswojenie węgla radioaktywnego przez fitoplankton jest wykorzystywane jako pomiar tempa produkcji pierwotnej. Produkcję fitoplanktonu ocenia się również za pomocą innych wskaźników, jak pomiar koncentracji chlorofilu w sestonie, liczebności i biomasy komórek glonów (F i s h 1955), zmian w produkcji tlenu (N e l s o n i E d m o n d s o n 1955).

Wyniki reakcji glonów na dodanie soli pokarmowych są trudne do interpretacji w wypadku porównywania danych otrzymanych różnymi metodami, np. długotrwałe i krótkotrwałe eksperymenty. Najlepsza wydaje się metoda długotrwałego wzbogacania środowiska wodnego w elementy pokarmowe w otwartych workach polietylenowych (uzyskuje się najbardziej zbliżone do naturalnych warunki z kilkurazowym pomiarem produkcji glonów podczas trwania eksperymentu). Otrzymane wyniki produkcji glonów w tak stworzonym ekosystemie można odnieść z wszelkim prawdopodobieństwem do produkcji naturalnych zespołów glonów w badanym zbiorniku.

3. Reakcja fitoplanktonu na wzbogacenie środowiska w sole pokarmowe

W eksperymentach trwających od kilku dni do kilku miesięcy skład chemiczny wody jeziornej wziętej do eksperymentu ulega przekształceniu na skutek wzbogacania w sole mineralne i w wyniku

oddziaływania na środowiska samych glonów, a także w wyniku izolacji. Zmiana środowiska życia glonów powoduje stopniowe zmiany w składzie gatunkowym badanego zespołu glonów. Wzbogacenie w sole pokarmowe, warunki eksperymentalne i czas ekspozycji mogą powodować sukcesję glonów w analizowanym środowisku na skutek zmian samego środowiska życia glonów. W rezultacie w końcowej fazie eksperymentu mamy do czynienia z już przekształconym zespołem glonów. Wyników produkcji przekształconych zespołów glonów nie można odnieść do produkcji glonów wziętych do eksperymentu. G l o o s c h e n k o i A l v i s (1973) w jeziorze Jackson wykazali w biotestach trwających 6 dni zmiany w składzie gatunkowym zespołu fitoplanktonu w końcu eksperymentu w stosunku do wyjściowego składu spowodowane nie tylko wzbogaceniem w sole, ale również zamknięciem glonów w eksperymentalnych naczyniach. W początkowym momencie eksperymentów w skład zespołu glonów jeziora Jackson wchodziło 5 gatunków *Desmidiaceae*, 2 gatunki *Cyanophyta* i po jednym gatunku *Chrysophyta* i *Pyrrophyta*. W trzecim dniu eksperymentu obserwowano już tylko 3 gatunki *Desmidiaceae*, a pozostałe gatunki utrzymywały się bez zmian. W szóstym dniu eksperymentu *Desmidiaceae* reprezentowane były aż przez 9 gatunków, *Cyanophyta* przez 2, *Chrysophyta* przez 4, a *Pyrrophyta* przez 1 gatunek. Zmiany liczby gatunków wynikały tylko z zamknięcia glonów w naczyniach eksperymentalnych i stworzenia swoistego środowiska. Bardziej drastyczne różnice w liczbie gatunków na początku i końcu eksperymentu obserwowano po wzbogaceniu, kiedy zmiany środowiska życia glonów wynikały z zamknięcia oraz odmiennego składu chemicznego wód. W eksperymentach wiosennych (kwiecień-maj) przeprowadzonych w zbiorniku zaporowym Kličava (Czechosłowacja) przez K o m a r k o v ą (1974) dodanie fosforu w ilości 15-krotnie wyższej (30 mikrogramów P-PO₄/l) od ilości w tym czasie notowanej w badanym środowisku (2 mikrogramy P-PO₄/l) spowodowało pojawienie się glonu *Asterionella formosa* nie notowanego w otaczających wodach w tym samym okresie, a tym samym zmianę składu zespołu fitoplanktonu. Wzbogacenie natomiast środowiska glonów tego zbiornika w ekstrakt z osadów dennych w eksperymentach jesiennych (październik) powodowało wyparcie *Asterionella formosa* z analizowanego zespołu glonów a powiększenie się udziału *Cyclotella* sp.

Przy założeniu, że pod wpływem długotrwałego wzbogacania w sole pokarmowe całego ekosystemu wodnego zajdą podobne zmiany jak w wyizolowanym fragmencie środowiska (eksperymenty ze wzbogaceniem) otrzymane wyniki produkcji można odnieść do glonów badanego zbiornika. W krótkotrwałych eksperymentach ze wzbogaceniem środowiska w sole mineralne 4-godzinny czas ekspozycji jest zbyt krótki, aby zaszły zmiany w składzie gatunkowym badanego zespołu glonów pod wpływem warunków eksperymentalnych i czasu ekspozycji. Stąd otrzymane wyniki odnoszą się do zespołu glonów wziętych do biotestów i rzeczywiście istniejących w badanym zbiorniku.

Stwierdzono, że fitoplankton pobrany do eksperymentu reaguje początkowo nienaturalnie na dodanie soli pokarmowych, gdyż wszelka obróbka typu przenoszenia do naczyń eksperymentalnych, gwałtowna zmiana stężenia związków mineralnych itp. może wpływać na komórki roślinne (H o l m - H a n s e n 1969). Jako przykład podaje autor eksperymenty G o l d m a n a (1964). Goldman konstruuje krzywą reakcji

fitoplanktonu w wodzie jeziornej na dodanie Fe podczas 120-godzinnej inkubacji stwierdził, że po 10 godzinach trwania eksperymentu nie było żadnej różnicy między produkcją fitoplanktonu w środowisku zawierającym 5 mikrogramów Fe, 10 mikrogramów Fe i kontroli (próby eksponowano na świetle) a środowiskiem wodnym zawierającym 10 mikrogramów Fe (próba eksponowana w ciemności). Różnice we wzroście fitoplanktonu w wodach zawierających różne stężenia żelaza wystąpiły dopiero między 12 a 120 godziną inkubacji. Wyniki te przemawiają za stosowaniem długotrwałych eksperymentów.

Naturalne zespoły glonów nie reagują jednakowo na wzbogacenie środowiska wodnego w sole pokarmowe.

W wysoko produktywnym jeziorze Clear (Kalifornia) brak reakcji na wzbogacenie w mieszaninę metali śladowych jest wynikiem dopływu tych elementów ze ściekami i spływem powierzchniowym. Dodanie natomiast do wód ultraoligotroficznych jeziora Tahoe mieszaniny metali śladowych powodowało 10% wzrost produkcji zespołu glonów tego zbiornika. Natomiast wody oligotroficznego jeziora Brooks podniosły produkcję glonów o 50% w stosunku do wód niewzbogaconych w mieszaninę metali śladowych (Goldman i Armstrong 1969). Bio-testy ze wzbogaceniem środowiska wodnego w jeziorach Crooked i Little Crooked (Wetzel 1966) wykazały zróżnicowane reakcje fitoplanktonu na dodanie do tych wysoko alkalicznych i mało produktywnych jezior mikroelementu — kobaltu. Dodanie 5-krotnie większej (niż notowano w tym czasie w epilimnionie) ilości Co jako CoCl_2 do wód jeziora Crooked powodowało spadek produkcji fitoplanktonu w tym jeziorze o 40% w stosunku do wód niewzbogaconych, natomiast w Little Crooked dodanie tej samej ilości Co nie wywołało żadnej reakcji.

Eksperymentalne wzbogacanie wód jeziora Waco i jego dopływów Hog Creek i North Bosque Arm w fosfor spowodowało wzrost produkcji fitoplanktonu w okresie sierpień-wrzesień tylko w dopływie Hog Creek. Produkcja wzrosła o 12% w stosunku do kontroli — środowiska niewzbogaconego w P-PO_4 . Natomiast dodanie tego elementu do wód centralnych części zbiornika i drugiego dopływu hamowało produkcję glonów (Kimmel i Lind 1972).

Często wzbogacenie środowiska wodnego w pojedyncze elementy nie wywołuje reakcji fitoplanktonu, natomiast dodanie soli pokarmowych w pewnych kombinacjach jakościowych i ilościowych powoduje gwałtowną reakcję w postaci wzrostu produkcji. Na przykład dodanie w listopadzie do wód jeziora Tahoe (Kalifornia) oddzielnie 24 mikrogramów N-NO_3 i 3 mikrogramów P-PO_4 hamowało produkcję fitoplanktonu. Dodanie natomiast łącznie azotu i fosforu w tych samych ilościach podniosło gwałtownie produkcję o 80% w stosunku do wód niewzbogaconych. Zwiększenie udziału P-PO_4 z 3 mikrogramów do 9 w poprzednio stosowanej kombinacji podniosło produkcję jeszcze o 20% (Goldman i Armstrong 1969).

Zapotrzebowanie na sole pokarmowe fitoplanktonu zmienia się przy różnym kształtowaniu się warunków fizyczno-chemicznych, w różnych okresach fenologicznych, w zależności od składu gatunkowego badanego zespołu glonów. Stąd reakcje fitoplanktonu uzależnione są od składu jakościowego i ilościowego dodawanych soli, okresu wegetacyjnego, w którym dokonano zabiegu. Stwierdzono również, że intensywność limitowania przez poszczególne elementy pokarmowe zmienia

się w różnych miesiącach roku (Goldman i Armstrong 1969, Smayda 1974).

Analizując więc reakcje naturalnych zespołów glonów na wzbogacenie ich środowiska życia w dodatkowe elementy pokarmowe należy uwzględnić cały szereg czynników modyfikujących zachowanie się glonów w przekształconym środowisku.

4. Makro- i mikroelementy ograniczające produkcję glonów w zbiornikach wodnych o różnej trofii

Glony pobierają makroelementy w ilości 100—1000 razy większej w porównaniu z mikroelementami. Wydawać by się mogło, że w związku z większym zapotrzebowaniem na makroelementy (takie jak N, P, C) powinny być one szybciej wyczerpywane ze środowiska i szybciej ograniczać produkcję pierwotną glonów. W zbiornikach wodnych szybkie tempo cyrkulacji tych elementów przy udziale procesów chemicznych i biologicznych nadąża za zapotrzebowaniem glonów na sole pokarmowe. Glony wykształciły dodatkowo szereg przystosowań, które umożliwiają im wzrost w środowisku o niewielkich koncentracjach makroelementów. Na przykład metabolizm glonów oligotroficznych przystosowany jest do niewielkich koncentracji fosforu w wodzie (10—20 mikrogramów/l); glony mogą również gromadzić w swoich komórkach zapasy fosforu w sprzyjających warunkach i wykorzystywać rezerwy w warunkach niesprzyjających, np. *Volvox* sp. koncentruje w komórkach do 140 tys. razy więcej fosforu niż wymaga do procesów przemiany materii, *Pandorina* sp. do 200 tys. razy, *Spirogyra* natomiast do 800 tys. razy. Zdolność gromadzenia nadmiaru fosforu pozwala na intensywną reprodukcję nawet w wypadku znacznego obniżenia się koncentracji tego elementu pokarmowego w wodzie. Pewne sinice jak *Anabaena* sp. czy *Nostoc* sp. mogą również wiązać wolny atmosferyczny azot (Provasoli 1958).

W zbiornikach wodnych stężenie związków mineralnych zależy od budowy geologicznej misy jeziornej i zlewni oraz możliwości wynoszenia soli mineralnych zmagazynowanych w osadach dennych. Z różnic w geologicznej budowie misy jeziornej i zlewni mogą wynikać różnice w rodzaju ograniczającego elementu pokarmowego (Goldman 1964). W zbiornikach dodatkowo użyźnianych zawartość soli pokarmowych zależy głównie od dopływu ze zlewni związków mineralnych wraz ze ściekami, ciekami, opadami deszczu i spływami powierzchniowymi.

Eksperymenty ze wzbogaceniem środowiska wodnego przeprowadzone we wszystkich typach wód wykazały, że spośród makroelementów limitują produkcję pierwotną glonów azot, fosfor i węgiel. Azot nieorganiczny w postaci azotynów, azotanów oraz fosfor w postaci fosforanów są elementami ograniczającymi produkcję we wszystkich typach wód (tab. I). Węgiel natomiast może ograniczać produkcję pierwotną glonów w zbiornikach wodnych z dużą zawartością wapnia, gdzie w wyniku łączenia Ca z CO₂ w trudno rozpuszczalną zawiesinę CaCO₃ zmniejsza się ilość dostępnego CO₂ dla procesu fotosyntezy. Najczęściej ograniczającym makroelementem pokarmowym jest fosfor. Limituje on produkcję zarówno w zbiornikach żyznych (eutroficznych) jak i ubogich w związki mineralne (oligotroficznych) (tab. I). Głównie

Tabela I

Elementy pokarmowe ograniczające produkcję glonów w różnych zbiornikach wodnych
 Nutrients limiting algae production in different lakes

Zbiornik Water body	Trofia Throphic type	Produkcja pierwotna mg C /m ² / dzień Primary production mg C /m ² / day	Ograniczające elementy Limiting elements	Autor Author
Jeziro Castle (Kalifornia) Castle Lake (California)	ultraoligotrofia — ultraoligotrophic	b. niska — very low	Mo, K, S—SO ₄	Goldman (1960, 1961)
Jeziora w górach Sierra Nevada Lakes in Sierra Nevada Mts	ultraoligotrofia — ultraoligotrophic	b. niska — very low	Mo, Mg, Zn, Fe	Goldman (1964)
Jeziro Brooks (Alaska) Lake Brooks (Alaska)	oligotrofia — oligotrophic	158	P—PO ₄ , Mg, Mo, S—SO ₄	Goldman (1959, 1960)
Jeziro Lyndon (Nowa Zelandia) Lake Lyndon (New Zealand)	oligotrofia — oligotrophic	niska — low	Mo, Co, Fe, Vit. B ₁₂	Goldman (1964)
Jeziro Naknek (Alaska) Lake Naknek (Alaska)	oligotrofia — oligotrophic	173	N—NO ₂ , N—NO ₃ , S—SO ₄ , Mg	Goldman (1959)
Jeziora w Nowej Zelandii Lakes in New Zealand	oligotrofia — oligotrophic	niska — low	Mo, Co, Mn, Zn	Goldman (1964)
Staw w południowej Karolinie Pond in South Carolina	oligotrofia — oligotrophic	niska — low	P—PO ₄ , N—NO ₃ , S—SO ₄	Polisini, Boyd Digdeon (1970)
Morze Sargassowe Sargasso Sea			P—PO ₄ , N—NO ₃ , Fe	Mentzel, Hulbert Ryther (1963)
Ocean Indyjski Indian Ocean			P—PO ₄ , N—NO ₃ , Fe	Tranter, Newl (1963)
Południowa część Pacyfiku Southern part of Pacific			P—PO ₄ , N—NO ₃ , mie- szanina metali śladowych — mixture of trace metals	Thomas (1969)

Jeziro Tahoe (Kalifornia)	oligo-mezotrofia —	28—133	P—PO ₄ , N—NO ₃ , Fe	Goldman (1969)
Lake Tahoe (California)	oligomesotrophic			
Jeziro County (Kalifornia)	mezotrofia —	440	N—NO ₃ , S—SO ₄ , Mg	Goldman, Wetzel (1963)
Lake County (California)	mesotrophic			
Jeziro Windermere (Anglia)	mezotrofia —		P—PO ₄ , Si	Lund (1950)
Lake Windermere (England)	mesotrophic			
Zbiorniki zaporowe Kličava i Slapy	mezotrofia —		P—PO ₄	Komarkova (1974)
Dam reservoirs Kličava and Slapy	mesotrophic			
Jeziro Cayuga (Floryda)	eutrofia —		Si	Hamilton (1969)
Lake Cayuga (Florida)	eutrophic			
Jeziro Clear (Kalifornia)	eutrofia —	438	N—NO ₃ , Fe	Javornicky, Fujita, Goldman (1973)
Lake Clear (California)	eutrophic			
Jeziro George (Uganda)	eutrofia —		P—PO ₄ , N—NO ₃	Viner (1973)
Lake George (Uganda)	eutrophic			
Jeziro Gull (Michigan)	eutrofia —		P—PO ₄	Moss (1972)
Lake Gull (Michigan)	eutrophic			
Jeziro Jackson (Floryda)	eutrofia —		P—PO ₄ , Si	Glooschenko, Alvis (1973)
Lake Jackson (Florida)	eutrophic			
Jeziro w północnym Ontario	eutrofia —		P—PO ₄	Schindler, Nighswander (1971)
Lake in northern Ontario	eutrophic			
Jeziro w Malawii	eutrofia —		P—PO ₄ , N—NO ₃	Moss (1969)
Lakes in Malawi	eutrophic			
Jeziro Marion (Kanada)	eutrofia —		P—PO ₄ , N—NO ₃	Dickman (1973)
Lake Marion (Canada)	eutrophic			
Jeziro Victoria (Wschodnia Afryka)	eutrofia —		P—PO ₄	Evans (1961)
Lake Victoria (East Africa)	eutrophic			
Jeziro Waco (Texas)	eutrofia —	857	P—PO ₄ , Si	Kimmel, Lind (1972)
Lake Waco (Texas)	eutrophic			
Jeziro Washington (Washington)	eutrofia —		P—PO ₄	Edmonson (1972)
Lake Washington (Washington)	eutrophic			

jednak fosfor jest makroelementem ograniczającym produkcję w zbiornikach eutroficznych i mezotroficznych.

Edmondson (1972) w eutroficznym jeziorze Washington i Moss (1972) w eutroficznym jeziorze Gull na podstawie długotrwałych obserwacji zależności między dopływającym do jeziora fosforem a produkcją zespołów glonów z jednej strony oraz in situ eksperymentami ze wzbogaceniem w azot i fosfor oraz elementy śladowe z drugiej strony, wykazali główną rolę fosforu w ograniczaniu produkcji pierwotnej naturalnych zespołów glonów.

Komarkova (1974) w mezotroficznym zbiorniku zaporowym Kličava wykazała również, za pomocą biotestów, główną rolę fosforu w ograniczaniu fotosyntezy glonów. Wzrost zawartości fosforu z 2 mikrogramów P-PO₄ (koncentracja w epilimnionie) do 50 mikrogramów zwiększył 5-krotnie produkcję glonów. Wzrost 50-krotny P-PO₄ zwiększył 7-krotnie produkcję glonów. Fosfor w ilości od 50 do 100 mikrogramów najbardziej stymulował produkcję fitoplanktonu w tym zbiorniku i pozwalał na realizację przez glony ich potencjalnej produkcji. Dodanie soli pokarmowych (azotowych i fosforowych) w okresie stratyfikacji letniej bezpośrednio do oligotroficznego jeziora Great Central w Kanadzie wykazało ograniczenie przez te sole fotosyntezy glonów w strefie eutroficznej w okresie czerwiec-październik. Wzbogacenie w te elementy środowiska powiększyło kilkakrotnie produkcję glonów (Takahashi i Nask 1973).

Procesy rozkładu materii organicznej zarówno w powierzchniowych warstwach jak i w hypolimnionie dostarczają azot w ilości wystarczającej do produkcji glonów. Zdolność przyswajania azotu atmosferycznego przez pewne gatunki glonów zmniejsza niedobory tego elementu. W momencie gdy zostanie jednak zachwiana równowaga między ilością N i P w środowisku wodnym (wynosząca w materii organicznej 10:1), np. w wyniku intensywnego dopływu fosforu przy braku wzrostu koncentracji N w badanym środowisku wodnym, obserwuje się ograniczenie produkcji glonów wynikające z niedostatecznej koncentracji azotu.

Badanie czynników limitujących produkcję fitoplanktonu w płytkich estuariach koło Beaufort wykazało, że koncentracje N i P wynoszące średnio 0,35 mikrograma N/l i 0,23 mikrograma P/l limitowały fotosyntezę glonów. Niewielkie drenowanie zlewni i mały dopływ rzeczny powodowało szybkie wyczerpywanie się P i N ze środowiska i w konsekwencji ograniczenie produkcji fitoplanktonu przez azot i fosfor (Thayer 1974).

Biotesty, w których wody zawierające kulturę *Selenastrum capricornutum* wzbogacano w wody pochodzące z 49 jezior amerykańskich wykazały, że fosfor jest elementem pokarmowym ograniczającym produkcję w większości badanych jezior (Miller, Maloney i Greene 1974). Ograniczenie produkcji *Selenastrum capricornutum* przez fosfor zmniejszyło się wraz ze wzrostem żyzności jeziora. Fosfor był limitujący w 83% jezior o niskiej produkcji *Selenastrum*, w 75% jezior o średniej produkcji i w 50% jezior o wysokiej produkcji testowanego glonu. Autorzy stwierdzili, że w wodach o wysokiej koncentracji P-PO₄ (od 0,04 do 0,44 mg/l) wzrost badanego glonu był kontrolowany głównie przez azot i mikroelementy.

Mikroelementy decydują również w istotny sposób o produkcji fitoplanktonu. Wchodzą one głównie w skład enzymów katalizujących

wszystkie reakcje zachodzące w organizmach roślinnych, stąd ich brak wpływa na ograniczenie produkcji. Prace nad limitowaniem produkcji naturalnych populacji fitoplanktonowych przez mikroelementy, przeprowadzone głównie przez Goldmana (1959, 1960, 1961, 1964 i 1965), Goldmana i Wetzela (1963) i Wetzela (1966) w oligotroficznym i ultraoligotroficznym jeziorach na Alasce i Nowej Zelandii, wykazały ograniczenie produkcji glonów przez pierwiastki takie jak Mo, Co, Mg, Zn i inne.

Największą grupę jezior stanowią zbiorniki, w których przeprowadzone eksperymenty wykazały limitowanie produkcji pierwotnej naturalnych zespołów glonów zarówno przez makro- jak i mikroelementy. W oligotroficznym jeziorze Brooks i Naknek na Alasce Goldman (1959, 1960) stwierdził ograniczenie produkcji zespołu fitoplanktonowego w jednakowym stopniu przez makroelementy (azot i fosfor), jak i mikroelementy (Mg, Mo, S), natomiast w oligotroficznym stawie w południowej Karolinie zespół fitoplanktonu tego zbiornika reagował największym wzrostem produkcji na dodanie mieszaniny soli azotowych, fosforowych i siarczanów. Nie obserwowano natomiast żadnych zmian w przypadku dodania do środowiska wodnego tylko mieszaniny metali śladowych (Polisini, Boyd i Digeon 1970).

W zbiornikach średnio żyznych i żyznych badanie ograniczających elementów pokarmowych wykazało zależność między występowaniem fosforu i krzemu a dominacją jednej z grup glonów wchodzących w skład fitoplanktonu danego zbiornika (Kimmel i Lind 1972, Schelske i Stoermer 1972, Komarkova 1974). Gdy oba składniki pokarmowe (fosfor i krzem) występowały w nadmiarze, notowano gwałtowny rozwój okrzemek aż do wystąpienia zakwitów. Zakwit w szybkim tempie wyczerpywał zasoby krzemu. Zmiana warunków chemicznych środowiska spowodowała sukcesję w zespole glonów. Dominujące okrzemki ustąpiły na korzyść sinic. Rozwijające się sinice były symptomem wzrostu żyzności badanego środowiska.

W morzach stężenie soli mineralnych — zwykle niskie — stanowi czynnik ograniczający produkcję organizmów fitoplanktonowych. Ekosystemy te można zaliczyć do oligotroficznych, z wyjątkiem obszarów Atlantyku gdzie występują użyźniające prądy pionowe. Mentzel, Hulbert i Ryther (1963) w Morzu Sargassowym, Thomas (1969) w południowo-wschodniej części Pacyfiku oraz Tranter i Newll (1963) w Oceanie Indyjskim wykazali właściwości ograniczające P, N i Fe. Ograniczenie produkcji fitoplanktonu morskiego przez te elementy pokarmowe wynika z niewielkich koncentracji tych pierwiastków w wodach morskich.

Analiza czynników ograniczających w różnych typach zbiorników wodnych przy użyciu metody wzbogacenia środowiska wykazała, że jednym z głównych czynników limitujących produkcję fitoplanktonu są elementy pokarmowe: makro- i mikroelementy. Ograniczają one fotosyntezę w wodach ubogich i zasobnych w substancje pokarmowe. Działają tak pojedynczo lub w kombinacji kilku elementów. Efekt ograniczający danego pierwiastka zależy od jego koncentracji w wodzie i od zapotrzebowania rozwijających się zespołów fitoplanktonowych na dany element pokarmowy. Rodzaj ograniczającego elementu i intensywność ograniczania zmienia się wraz ze zmianą okresu fenologicznego, warunków środowiska, składu gatunkowego zespołu glonów w badanym środowisku wodnym.

W jeziorach ultraoligotroficznych i większości oligotroficznych obok makro- również mikroelementy mają duże znaczenie w regulowaniu produkcji naturalnych zespołów glonów. W jeziorach mezotroficznych i eutroficznych regulującymi produkcję elementami pokarmowymi są azot, fosfor i żelazo. Ograniczającym elementem jest często również krzem. Limitowanie przez ten lub inny element pokarmowy jest zależne od całego kompleksu czynników, stąd analizę elementów ograniczających należy przeprowadzić dla każdego zbiornika oddzielnie. Eksperymenty ze wzbogaceniem środowiska wydają się czułą metodą oceny elementów limitujących i szerokie ich zastosowanie pozwoli na lepsze poznanie możliwości produkcyjnych zbiorników wodnych.

5. Zastosowanie eksperymentów ze wzbogaceniem środowiska do prognozowania tempa eutrofizacji i efektów rekultywacji wód

Aby zapobiec procesowi nadmiernej eutrofizacji ekosystemów wodnych rozpoczęto badania nad regulacją produkcji fitoplanktonu. Kontrolując dopływy soli mineralnych kontroluje się jednocześnie produkcję glonów. W badaniach tych ważną rolę odgrywają eksperymenty ze wzbogaceniem środowiska w sole pokarmowe. Wyznaczając eksperymentalnie koncentracje głównych substancji pokarmowych, przy których występuje maksymalny wzrost badanych glonów, można regulować naturalną produkcję fitoplanktonu. Eksperymenty ze wzbogaceniem są szeroko stosowane w ocenie stopnia zaawansowania trofii różnych zbiorników wodnych (Björk 1972, Edmondson 1972, Moss 1972, Komarkova 1974, Bengtsson i in. 1975).

Moss (1972) w oparciu o zaobserwowany deficyt tlenowy hypolimnionu w jeziorze Gull w latach 1965—1971, związany z intensywnym procesem rozkładu nadmiernie rozwijających się glonów, w oparciu o bilans biogenów dopływających do zbiornika ze zlewni i o elementy ograniczające wzrost fitoplanktonu (głównie fosfor — określony za pomocą biotestów) wykazał, że intensywny wzrost fitoplanktonu w tym jeziorze zależy w największym stopniu od stężenia fosforu. Fosfor dostający się do zbiornika ze zlewni w ilościach $0,73 \text{ g P-PO}_4/\text{m}^2$ na rok jest stymulatorem nadmiernego rozwoju fitoplanktonu w tym zbiorniku, rozwoju prowadzącego w najbliższym czasie nieuchronnie do zniszczenia tego jeziora. Według Vollenweidera (1968) już $0,13 \text{ g P}/\text{m}^2$ na rok jest niebezpiecznym obciążeniem powierzchniowych warstw wodnych prowadzącym do intensywnego wzrostu glonów. Ograniczenie dopływu tego pierwiastka przynajmniej o połowę zapobiegnie, zdaniem tego autora, przyspieszonemu wzrostowi żyzności wód.

Komarkova (1974) stosując biotesty stwierdziła w mezotroficznych zbiornikach zaporowych Slapy i Kličava, że elementem limitującym produkcję fitoplanktonu jest fosfor. Wzbogacając wodę z glonami tego zbiornika w makro- i mikroelementy w różnych kombinacjach jakościowych i ilościowych obserwowała optymalny rozwój glonów i najwyższą produkcję w środowiskach zawierających od $0,05$ do $0,10 \text{ mg P-PO}_4/\text{l}$. Możliwość oceny metodą biotestów czynnika limitującego i koncentracji, przy której naturalny zespół glonów osiąga największą produkcję, pozwoli regulować procesy produkcji w tych zbiornikach.

Stan zaawansowania trofii można ocenić również na podstawie analizy wpływu soli mineralnych zawartych w osadach dennych lub wodach hypolimnetycznych na zespoły glonów planktonowych. Wzbogacając kultury lub naturalne zespoły glonów w wody interstycjalne wykazano znacznie wyższą produkcję fitoplanktonu w wodzie wzbogaconej w porównaniu do produkcji badanego fitoplanktonu w jego środowisku naturalnym (Goldman 1960, Golterman 1969). Javornický, Fujita i Goldman (1973) w eutroficznym jeziorze Clear wykazali, że *Microcystis* sp. w wodach powierzchniowych osiągnęła maksymalną produkcję 0,5 mg C/l po 140 godzinnym okresie inkubacji. W wodzie wzbogaconej w ekstrakt z osadów dennych biomasa tego glonu po tym samym okresie inkubacji wynosiła 1 mg C/l. Inne gatunki sinic i okrzemek również najlepiej rosły w ekstraktach z osadów dennych.

Saraceni i Gerletti (1968) analizowali, jak zawartość soli mineralnych w wodach hypolimnetycznych modyfikuje produkcję 5 gatunków glonów z zespołu fitoplanktonowego jeziora Maggiore. Wzbogacając kultury glonów w wodę pochodzącą z 5, 30, 100 i 360 metrów głębokości stwierdzili, że maksymalny wzrost produkcji mierzony wzrostem liczby komórek w stosunku do niewzbogaconej wody z 5 m wystąpił w przypadku wzbogacenia w wodę pochodzącą z głębokości 360 m. Jest to oczywiste, gdyż dane chemiczne wykazują największe koncentracje soli mineralnych w wodach hypolimnetycznych. Maksymalna liczba komórek *Fragilaria crotonensis* notowana w wodzie z 5 m wynosiła 8×10^3 komórek/l, gdy w wodzie pochodzącej z głębokości 360 m było ich 4-krotnie więcej. Natomiast w wypadku glonu *Tabellaria fenestrata* obserwowano 10-krotny wzrost liczby komórek w eksperymencie w wodzie pochodzącej z 360 m. Wartość osiągniętej produkcji jest miarą zasobności w elementy pokarmowe osadów dennych i wód hypolimnetycznych, a co za tym idzie — może być miarą stopnia zeutrofizowania wód tego zbiornika.

Goldman (1964), chcąc wykazać niebezpieczeństwo szybkiego wzrostu żyzności jezior oligotroficznych na skutek dopływu do nich zasobnych w sole pokarmowe wód z otaczającej zlewni, badał reakcję zespołów fitoplanktonowych z różnych jezior na dodanie wód pochodzących z ich dopływów. Zespół fitoplanktonowy oligotroficznego jeziora Nerka na Alasce reagował podwyższeniem produkcji o 70% w stosunku do niewzbogaconych wód jeziora po dodaniu roztworu wód rzeki Kulik Head (w proporcji 1:100), natomiast 30% wzrostem produkcji na analogiczny roztwór wód rzeki Elva Creek. Badania tego autora wykazały, że w oligotroficznym jeziorze Castle w Kalifornii po dodaniu wód pochodzących z roztopionego śniegu (w proporcji 1:100) produkcja fitoplanktonu wzrosła o 30%. Dodanie 0,001% roztworu rzeki Trout do wody z zespołem glonów jeziora Tahoe podnosiło jego produkcję o 70% (Goldman i Armstrong 1969).

Eksperymenty ze wzbogacaniem środowiska w sole pokarmowe wykorzystywane są do oceny efektów rekultywacji silnie zeutrofizowanych ekosystemów wodnych. Znane są powszechnie zabiegi rekultywacyjne przeprowadzone w jeziorze Trummen w Szwecji (Lindmark 1973) polegające na usuwaniu z osadów dennych nadmiaru związków fosforowych. Stosując eksperymety wzbogacające wodę z kulturą *Selenastrum capricornutum* w wody interstycjalne osadów dennych jeziora przed i po zabiegach rekultywacyjnych stwierdzono ścisłą korela-

cję między zawartością fosforu w osadach a produkcją glonów w tym zbiorniku. Dodanie ekstraktu z osadów przed zabiegami podniosło kilkakrotnie produkcję glonów. Spadek zawartości fosforu po zabiegach znacznie zmniejszył produkcję glonów i ograniczył rolę osadów dennych w uwalnianiu soli pokarmowych do obiegu w tym ekosystemie.

Eksperymenty ze wzbogaceniem środowiska, w których produkcja fitoplanktonu jest czułym wskaźnikiem zmian zawartości soli pokarmowych w środowisku wodnym, mogą spełniać niemałą rolę w prognozowaniu tempa zmian żyzności wód. Zmiany produkcji fitoplanktonu mogą posłużyć do wskazania dróg wewnętrznego i zewnętrznego dopływu soli mineralnych, wskazać właściwości „eutrofizujące” środowisk samego zbiornika i dopływających do niego cieków i ścieków. Mogą wskazać również na moment, w którym należy zahamować nadmierny ich dopływ aby uchronić ekosystem wodny przed degradacją. Należy również podkreślić ważną rolę eksperymentów w ocenie efektów rekultywacji silnie zeutrofizowanych wód. W tym wypadku wykorzystuje się również szybkość reakcji fitoplanktonu na różnice w zawartości soli mineralnych w odsalanych wodach.

Piśmiennictwo

- Bengtsson L., Fleischer S., Lindmark G., Ripl W. 1975 — The lake Trummen restoration project. I. Water and sediment chemistry — Verh. int. Verein. Limnol. 19: 1080—1087.
- Björk S. 1972 — Ecosystem studies in connection with the restoration of lakes — Verh. int. Verein. Limnol. 18: 379—387.
- Chiou C. J., Boyd C. E. 1974 — The utilization of phosphorus from muds by the phytoplankter, *Scenedesmus dimorphus* and the significance of these findings to the practice of pond fertilization — Hydrobiologia, Hague 45: 345—356.
- Chu S. P. 1942 — The influence of the mineral composition of the medium on the growth of planktonic algae — J. Ecol. 30: 284—325.
- Dickman M. 1973 — Changes in phytoplankton following nitrate and phosphate additions to large enclosures in Marion Lake, British Columbia — Schweiz. Z. Hydrol. 35: 114—120.
- Edmondson W. T. 1972 — The present condition of lake Washington — Verh. int. Verein. Limnol. 18: 284—291.
- Evans J. H. 1961 — Growth of lake Victoria phytoplankton in enriched cultures — Nature 189: 417.
- Fish G. R. 1955 — Chemical factors limiting growth of phytoplankton in Lake Victoria — J. E. african Agric. 21: 152—158.
- Glooschenko W. A., Alvis C. 1973 — Changes in species composition of phytoplankton due to enrichment by N, P and Si of water from a North Florida Lake — Hydrobiologia, Hague, 42: 285—294.
- Goldman C. R. 1959 — Primary productivity and limiting factors in three lakes of the Alaska Peninsula — Ecol. Monogr. 30: 207—230.
- Goldman C. R. 1960 — Molybdenum as a factor limiting primary productivity in Castle Lake, California — Science, 132: 1016—1017.
- Goldman C. R. 1961 — Primary productivity and limiting factors in Brooks Lake, Alaska — Verh. int. Verein. Limnol. 14: 120—124.
- Goldman C. R. 1962 — A method of studying nutrient limiting factors in situ in water columns isolated by polyethylene film — Limnol. Oceanogr. 7: 99—101.

- Goldman C. R. 1964 — Primary productivity and micro-nutrient limiting factors in some North American and New Zealand lakes — Verh. int. Verein. Limnol. 15: 365—374.
- Goldman C. R. 1965 — Micronutrients limiting factors and their detection in natural phytoplankton population — Mem. Ist. ital. Idrobiol. Suppl. 18: 121—135.
- Goldman C. R., Armstrong R. 1969 — Primary productivity studies in Lake Tahoe, California — Verh. int. Verein. Limnol. 17: 49—71.
- Goldman C. R., Wetzel R. G. 1963 — A study of primary productivity of Clear Lake, Lake County, California — Ecology 44: 283—294.
- Golterman H. L. 1969 — Availability of mud phosphates for the growth of algae — Verh. int. Verein. Limnol. 17: 467—479.
- Hamilton D. H. 1969 — Nutrient limitation of summer phytoplankton growth in Cayuga Lake — Limnol. Oceanogr. 14: 579—590.
- Holm-Hansen O. 1969 — Environmental and nutritional requirements for algae — Proc. of the eutrophication — biostimulation Assessment Workshop, Berkeley, California 98—108.
- Javornicky P., Fujita D. K., Goldman C. R. 1973 — The influence of eutrophic lake sediments on the growth of different planktonic algae — Arch. Hydrobiol. Suppl. 41 (algolog. Stud. 8): 341—362.
- Kimmel B. C., Lind O. T. 1972 — Factors affecting phytoplankton production in eutrophic reservoir — Arch. Hydrobiol. 71: 124—141.
- Komarkova J. 1974 — Limitation of phytoplankton growth by the lack of nutrients in two reservoirs in Czechoslovakia — Arch. Hydrobiol. Suppl. 46 (algolog. Stud. 10): 55—89.
- Lindmark G. 1973 — Bioassay with *Selenastrum capricornutum* to assess the nutrient status of lakes and fertilizing influence of interstitial water — Algal Assays in Water Pollution Res. Nordforsk, 2 pp.
- Lund J. W. G. 1950 — Studies on *Asterionella formosa* Hass. II. Nutrient depletion and the spring maximum — J. Ecol. 38: 15—32.
- Lund J. W. G. 1972 — Preliminary observations on the use of large experimental tubes in lakes — Verh. int. Verein. Limnol. 18: 71—77.
- MacPhee C. 1961 — Bioassay of algal production in chemically altered waters — Limnol. Oceanogr. 6: 416—422.
- Mentzel D. W., Hulbert E. M., Ryther J. H. 1963 — The effects of enriching Sargasso Sea water on the production and species composition of the phytoplankton — Deep-Sea Res. 10: 209—219.
- Miller E. W., Maloney T. E., Greene J. C. 1974 — Algal productivity in 49 lake waters as determined by algal assays — Wat. Res. 8: 667—679.
- Moss B. 1969 — Limitation of algal growth in some Central African waters — Limnol. Oceanogr. 14: 591—601.
- Moss B. 1972 — Studies on Gull Lake, Michigan — Freshwat. Biol. 2: 309—320.
- Nelson P. R., Edmondson W. T. 1955 — Limnological effects of fertilizing Bore Lake, Alaska — Fish. Bull. 56: 415—436.
- Ostrofsky M. L., Duthie H. C. 1975 — Primary productivity, phytoplankton and limiting factors in Labrador Lakes — Int. Rev. gesamten Hydrobiol. 60: 145—158.
- Potash M. 1956 — A biological test for determining the potential productivity of water — Ecology 37: 631—639.
- Polisini J. M., Boyd C. F., Digeon B. 1970 — Nutrient limiting factors in an oligotrophic South Carolina pond — Oikos, 21: 344—347.

- Provasoli L. 1958 — Nutrition and ecology of protozoa and algae — Ann. Rev. Microbiol. 12: 279—308.
- Rodhe W. 1948 — Environmental requirements of freshwater plankton algae — Symb. bot. Upsal. 10: 149 pp.
- Saraceni C., Gerletti M. 1968 — How deep water in a large lake (Lake Maggiore, Northern Italy) may affect primary productivity — Mem. Ist. ital. Idrobiol. 23: 141—159.
- Schelske C. L., Stoermer E. F. 1972 — Phosphorus, silica and eutrophication in Lake Michigan — Limnol. Oceanogr. 17 (spec. Symp. 1): 157—170.
- Schindler D. W., Nighswander J. E. 1971 — Nutrient supply and primary production in Clear Lake, eastern Ontario — J. Fish. Res. Bd Canada, 27: 2009—2036.
- Smayda T. J. 1964 — Enrichment experiments using the marine centric diatom *Cyclotella nana* (clon 13—1) as an assay organism — Occas. Publ. Narrangansett mar. Lab. 2: 25—32.
- Smayda T. J. 1974 — Bioassay of the growth potential of the surface water of lower Narrangansett Bay over an annual cycle using the diatom *Thalassiosira pseudonana* (oceanic clon 13—1) — Limnol. Oceanogr. 19: 889—901.
- Steemann Nielsen E. 1952 — The use of radioactive carbon (^{14}C) for measuring organic production in the sea — J. Cons. int. Explor. Mer. 18: 117—140.
- Takahashi M., Nask F. 1973 — The effect in nutrient enrichment on algal photosynthesis in Great Lake Columbia — Arch. Hydrobiol. 71: 166—182.
- Thayer G. W. 1974 — Identity and regulation of nutrients limiting phytoplankton production in the shallow estuaries near Beaufort N. C. — Oecologia, Berlin 14: 75—92.
- Thomas E. A. 1969 — Phytoplankton nutrient enrichment experiments off Baja California and in the eastern equatorial Pacific Ocean — J. Fish. Res. Bd Canada 26: 1133—1145.
- Tranter D. J., Newll B. S. 1963 — Enrichment experiments in the Indiana Ocean — Deep-Sea Res. 10: 1—9.
- Verduin J. 1964 — Principles of primary productivity: Photosynthesis under completely natural conditions (Algae and man, Ed. D. F. Jackson) — Syracuse, New York, 221—238.
- Viner A. B. 1973 — Responses of a mixed phytoplankton population to nutrient enrichment of ammonia and phosphate and some associated ecological implications — Proc. R. Soc. London B, biol. Sci. 183: 351—370.
- Vollenweider R. A. 1968 — The scientific basis of lake and stream eutrophication, with particular reference to P and N as eutrophication factors — Tech. Rep. OECD Paris Das (CSI) 68, 27: 1—182.
- Wetzel R. G. 1965 — Nutritional aspects of algal productivity in marl lakes with particular reference to enrichment bioassay and their interpretation — Mem. Ist. ital. Idrobiol. 18: 137—157.
- Wetzel R. G. 1966 — Productivity and nutrient relationships in marl lakes of northern Indiana — Verh. int. Verein. Limnol. 16: 321—332.

Summary

Experiments with enrichment of a water habitat with nutrient elements, chiefly N, P and micro-elements, are now widely employed in studies on the effect of nutrient salts on phytoplankton production.

Phytoplankton production is a sensitive indicator of changes in nutrients contents in a water habitat. The use of natural phytoplankton communities as test organisms in experiments on enrichment of the habitat makes it possible correctly to evaluate the productive capacities of phytoplankton communities in the water examined.

The method consisting in long-term enrichment of a water habitat with elements in open polyethylene bags, with measurement of algae production repeated several times during the course of the experiment, gives results closest to the production of natural phytoplankton communities.

These experiments with enrichment of a water habitat with nutrients form a quick and sensitive method of estimating the food factors limiting production in different types of waters. Changes in phytoplankton production, on the other hand, can serve as a pointer to the eutrophizing properties of different habitats in a body of water and in the streams and rivers flowing into it, and may also point to the time at which steps must be taken to prevent their excessive inflow in order to protect the water ecosystems from degradation.