

УДК 574.5(28)

А. А. Протасов

**КОНЦЕПТУАЛЬНЫЕ МОДЕЛИ ПРОЦЕССОВ
КОНТУРИЗАЦИИ В ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ**

*Посвящается светлой памяти
профессора А. П. Остапени*

Рассмотрены различные проявления процессов контуризации, под которыми подразумевается существенное смещение продукционно-деструкционных процессов из пелагической группировки в контурные (перифитон и бентос), вызванное различными причинами. Приведены и обсуждаются концептуальные модели процессов контуризации.

Ключевые слова: контуризация, модели, продукционно-деструкционные процессы, контурная группировка, перифитон, бентос, бентификация, экосистема.

Модель гидросферной части биосферы по В. И. Вернадскому выглядела таким образом: две плёнки, два контурных сгущения — поверхностное и донное смыкаются на границе воды и суши, образуя мощное третье прибрежное сгущение [7]. Решающим моментом для гидросферы и биосферы в целом является то, что «плёнки и сгущения жизни (поверхностная планктонная и донная) образуют в океане области наибольшей трансформации солнечной энергии» [17, с. 383]. Внутренняя область между ними рассматривалась как «слабо деятельная», биогеохимически малоактивная. Эти сгущения находятся в различных контактных областях — граница воды и атмосферы, донных грунтов и водной массы, водоёма и берега. Объём этих активных областей составляет всего около 2% объёма океана [1, 17]. В континентальных водоёмах соотношение может быть иным, однако и здесь контактные, граничные зоны представляют собой меньшую часть всего объёма.

Указанные положения в той или иной форме проявились в различных экологических и гидробиологических концепциях. В частности была сформулирована концепция контурных биотопов [21, 60] и сообществ граничных областей в биотопической структуре моря [1, 39]. В море выделено несколько основных контуров: аэроконтур (граничная область между водной толщей и атмосферой), литоконтур (граница воды и различных каменных субстратов), псаммоконтур (вода — песок), пелоконтур (вода — илстые от-

© А. А. Протасов, 2013

ложения) [60]. Очевидно, нет никаких препятствий для перенесения этих подходов и на континентальные воды.

Подход и общая логика выделения контурных, активных, и внутренних, малоактивных, областей с точки зрения экологии и биосферологии совпадают с логикой выделения глобальных биотопов в гидросфере и экотопических группировок гидробионтов. Комплекс условий в этих контурных биотопах является благоприятным для формирования сгущений жизни и развития сообществ с высокой продукцией и биомассой.

Необходимо обратить внимание на масштабные оценки явлений. В океане «планктонная поверхностная плёнка» В. И. Вернадского может условно рассматриваться как «плёнка» при мощности фотического слоя около 200 м и средней глубине океана около 4000 м. Однако под собственно аэроконтуром следует рассматривать гораздо менее мощный слой, который по своим границам ближе к нейстали [20]. Таким образом, «планктонную плёнку» В. И. Вернадского следует понимать как активную граничную область в пелагиали, которая сама «оконтурена» сверху разделом вода — атмосфера (аэроконтур), а снизу — довольно размытой границей фотической зоны.

Для уточнения классификации контурных биотопов и сообществ гидробионтов целесообразно выделить береговые и донные контуры, поскольку первые представляет собой, по сути, границу четырёх сред — воды, атмосферы, суши и дна водоёма. Донные же контуры — это раздел собственно дна и водной толщи. Свойства субстрата, одного из разделов контура, являются характеристиками второго порядка. В качестве более или менее временного, существующего в умеренных и приполярных широтах, необходимо выделить также гляциоконтур, который образуется, когда толща воды отделена от атмосферы льдом. В континентальных водоёмах существенное значение имеет фитоконтур — заросли высших водных растений в прибрежной зоне. Также необходимо выделение особого техноконтура. В некоторых водоёмах, особенно технического назначения, значительная часть береговой линии представляет собой контакт водных масс с поверхностью гидросооружений, например бетонных облицовок плотин, укрепления берега и т. п. Существуют искусственные водотоки, в которых контуры естественного характера полностью (за исключением аэроконтура) заменены на антропогенные. Экосистемы, в которых в качестве биотопов, населённых теми или иными организмами и их сообществами, выступают техногенные элементы, рассматриваются нами как техно-экосистемы, которые имеют свои особенности структуры и функционирования. Во многих из них контурные группировки играют существенную роль [36, 38]. Эти группировки представляют собой население биотопов, располагающихся на разделах сред (по гидробиологической классификации экотопические группировки), и являются контуробионом [35]. Он включает нейстон, бентос, перифитон и, как дополнительную группировку, пагон.

Хотя в граничных контурных зонах процессы протекают интенсивно, в силу их относительно небольших объёмов суммарные для водоёмов значения показателей выше, как правило, в пелагических областях. Однако при определённых условиях происходит смещение продукционно-деструкцион-

ных процессов в донную и другие контурные области, перестройка всей структуры экосистемы, смена так называемых гидробиологических режимов [14, 55]. Это явление представляет собой процесс контуризации.

Целью данной работы было рассмотреть различные варианты и механизмы процессов контуризации на основе концепции контурных биотопов, группировок и сообществ.

В большинстве естественных водоёмов основные продукционно-деструкционные процессы, как правило, происходят в пелагической подсистеме. В частности, это хорошо изучено на примере системы Нарочанских озёр [3] в 1970—1980-х гг. (табл. 1). Продукция фитопланктона была значительно выше, чем контурных автотрофов. Деструкция зообентосом была ниже, чем зоопланктоном. Площадь, занятая макрофитами в оз. Нарочь, была намного меньше, чем пелагической области.

Так называемая «свободная толща воды» [25] неоднородна по структуре. Например в оз. Глубоком основная часть планктона сосредоточена в верхнем 3-метровом слое [42]. Учитывая подвижность водных масс и миграции планктона, пелагическую область в определённом приближении можно рассматривать как единую систему, выделяя в ней, однако, область нейстали (аэроконтур или атмоконтур).

Указанное выше соотношение продукции и деструкции в подсистемах на примере Нарочанских озёр характерно не для всех типов гидроэкосистем и непостоянно на разных стадиях существования водоёма. В качестве примера можно привести концепцию речного континуума [58], в которой достаточно определён показан переход главенствующей роли в продукционных процессах от контурных к пелагическим сообществам вниз по течению реки. Во многих техно-экосистемах наличие большого количества различных твёрдых антропогенных субстратов (гидросооружений, облицовок берега, откосов каналов и т. п.) является важной предпосылкой значительного развития контурных сообществ перифитона [30, 38]. Имеются данные о том, что в эоцене в мелководных водоёмах были распространены и давали огромную продукцию донные и прибрежные водорослево-бактериальные маты, а в мезозое были широко распространены своеобразные плавающие макрофиты, которые совместно с водорослево-бактериальными матами определяли высокую продукцию в нейстали [33].

Можно говорить о разном контуропотенциале водоёмов, водотоков и их экосистем. Так, в глубоководных водоёмах с малой литоралью вероятность значительного развития макрофитов, фитобентоса и эпифитона невелика, а в мелководных — наоборот. Как было показано В. В. Бульоном [5], степень зарастания высшими водными растениями и их значение в общем продукционном процессе зависят от так называемой оптической глубины — соотношения между прозрачностью и средней глубиной. Если прозрачность воды совпадает со средней глубиной, площадь зарастания составляет около 37%. В свою очередь, прозрачность воды прямо зависит от развития водорослей планктона — при увеличении их количества она снижается экспоненциально [4]. Таким образом, воздействие каких-либо факторов, снижаю-

1. Продукция и деструкция в экосистемах озёр Нарочь, Мястро и Баторино (по [8])

Показатели	оз. Нарочь		оз. Мястро		оз. Баторино	
	ккал/м ² -сезон	%	ккал/м ² -сезон	%	ккал/м ² -сезон	%
Продукция						
фитопланктон	620	50	1896	80	2414	94
макрофиты	133	13	300	13	120	5
эпифитон	500	37	165	7	27	1
Деструкция						
зоопланктон мирный	177	82	218	76	414	92
зообентос мирный	44	18	69	24	37	8

щих мутность, в том числе уменьшение развития фитопланктона, может привести к возрастанию обилия контуробионтов.

В результате исследования различных состояний экосистем водоёмов на примере мелководных озёр [55] были выделены режим высокой мутности (за счет развития фитопланктона) и режим прозрачной воды. Модели показали, что первый является более устойчивым состоянием, а также, что переход из одного состояния в другое определяется как гидрооптическими характеристиками, так и содержанием биогенных веществ. В режиме прозрачной воды развитие донных фотоавтотрофов увеличивается.

Поскольку, как правило, в пелагической подсистеме создается основная часть органического вещества, именно ей уделяется основное внимание при оценке трофического состояния [40]. Если процессы евтрофирования определяются по возрастанию обилия фитопланктона, вплоть до «цветения» воды, то снижение его развития и мутности воды связывают с деэвтрофированием. Однако в определённых условиях может происходить «смещение» основных продукционных процессов в контурные подсистемы. Как отмечено А. П. Остапеней с соавторами [32], определение деэвтрофирования водоёма «в общепринятом смысле», основанное на оценках пелагической подсистемы, может не отвечать реальной ситуации.

Одно из проявлений указанного смещения продукционных процессов получило название бентификации («benthification»), которая рассматривается как «существенное изменение всех экосистемных функций в связи с распространением макрофитов на более значительную глубину за счёт увеличения прозрачности воды» [61]. Этот термин был использован и в русскоязычной литературе [31, 32]. Как следует из этого термина, бентификация ограничивается собственно бенталью. Однако мы полагаем, что в более общей форме этот процесс следует рассматривать как контуризацию, а собственно бентификация является одним из её элементов. Контуризация — это процесс перестройки водной экосистемы, вызванный различными факторами и выражающийся в значительном возрастании роли контурных группи-

ровок — бентоса, перифитона, высших водных растений и, вероятно, нейстона в продукционно-деструкционных процессах и трансформации потоков вещества и энергии в экосистеме.

Механизмов описанного смещения может быть достаточно много. В наиболее яркой форме проявилось явление снижения обилия фитопланктона и возрастания обилия бентических организмов при вселении в водоёмы таких организмов-фильтраторов, как моллюски-дрейссениды [27]. Смена трофического режима в связи с изменением минерализации была отмечена в солёных озёрах [14], однако причинами процесса контуризации могут быть обмеление водоёма вследствие засухи, другие климатические факторы, возрастание минерализации воды [14], вселение в водоём мощного фильтраатора или агрессивного контуробионта, изменение трофического режима водоёма, трансформация контурных биотопов, благоприятствующая обильному развитию контуробионтов. Таким образом, может быть рассмотрено несколько моделей процессов контуризации в водных экосистемах.

Модель процесса контуризации, определяемого фильтраторами-контуробионтами

Имеется много примеров, когда вселение и интенсивное развитие некоторых видов гидробионтов существенно изменяет условия обитания других. В этом плане широко известны моллюски семейства Dreissenidae. Функционирование их популяций оказывает влияние на многие стороны жизни экосистемы, что позволило включить их в состав так называемых видов — экосистемных инженеров [50, 51]. Так, после вселения дрейссены (*Dreissena polymorpha* Pall.) в оз. Эри прозрачность возросла с 2,5 до 4,5 м, при этом в 3—5 раз снизилось содержание хлорофилла в воде, то есть произошло значительное уменьшение обилия фитопланктона [52].

Существенное воздействие на всю экосистему оз. Лукомского (Беларусь) произвело вселение в него дрейссены (*D. polymorpha*). Этот естественный водоём используется в качестве охладителя ТЭС, что определённым образом влияет как на развитие популяции вселенца, так и на последствия инвазии в техническом плане. До вселения дрейссены объём воды, равный объёму озёра, мог быть профильтрован всеми донными организмами за 15 лет, планктонными фильтраторами — за пять суток. После вселения моллюска и формирования им обильных поселений биомасса зоопланктона снизилась на порядок, а фильтрационная активность всего донного населения увеличилась в 320 раз, биомасса «мягкого» бентоса возросла [27]. Наибольшее развитие высших водных растений наступило несколько позже, когда значения прозрачности приблизились к пику [45]. Биомасса фитопланктона была минимальной в период значительного развития дрейссены (не более 2—5 г/м³). В то же время промысловая рыбопродуктивность в оз. Лукомском возросла в два раза, в частности уловы плотвы (*Rutilus rutilus* L.), активно перешедшей на питание дрейссеной, — в 15 раз. Значительное увеличение популяции плотвы при вселении дрейссены отмечено и в других водоёмах [38, 43]. Важно отметить, что характерное для озёр отношение продукции рыб к общей первичной продукции, равное 0,2%, после начала

процесса контуризации возросло до 1,0%, что свойственно экосистемам продуктивных прудов [6].

Период высокой прозрачности воды, то есть активного влияния дрейссены, продолжался около десяти лет. Отмечено [45], что для динамики её популяции характерен интенсивный рост на первом этапе, а затем снижение и стабилизация, что вполне согласуется с теорией динамики популяций вселенцев [24]. Таким образом, явление контуризации за счет вселенцев-фильтраторов может иметь вполне ограниченное время.

После вселения дрейссены (*D. polymorpha*) в другое белорусское озеро — Нарочь средняя прозрачность возросла с 4,5 до 6,9 м, общая валовая первичная продукция в озере существенно не изменилась, однако вклад макрофитов значительно возрос, а фитопланктона — снизился [19, 31] (табл. 2). Фильтрационная активность моллюска увеличила скорость седиментации взвешенных веществ вдвое.

Моллюски-фильтраторы активно потребляют водоросли планктона и сестон, однако экскреция биогенных веществ (соединений азота и фосфора) происходит в придонной области. Как показано для оз. Нарочь, экскреция фосфора дрейссеной ($0,285 \text{ г Р/м}^2$) превышает его годовое поступление с водосборной площади ($0,050 \text{ г Р/м}^2$) в 5,7 раза. Количество экскретируемого азота было практически равно поступающему с водосбора [18].

Одним из важных следствий высокой фильтрационной активности дрейссены — возрастания прозрачности воды, является значительное увеличение площади дна, заселяемого водными макрофитами. Так, в одном из озёр в штате Нью-Йорк (США) прозрачность после вселения дрейссены возросла с 2,5 до 4,5 м, а глубина, на которую проникает 1% поверхностной освещённости — с 6,5 до 8,0 м. При этом площадь, занятая водными макрофитами увеличилась с 90 км^2 (44% площади озёра) до 125 км^2 (60%). В оз. Нарочь, где инвазия дрейссены произошла в начале 1990-х годов, поток ассимилированной энергии через сообщества макрофитов увеличился в пять раз, фитопланктона — в полтора, а через сообщества зообентоса — в 17 раз [32].

Наши исследования водоёма-охладителя Хмельницкой АЭС показали, что после вселения дрейссены прозрачность воды увеличилась более чем в два раза, на отдельных участках — до 4 м по диску Секки. Маты зелёных нитчатых водорослей стали распространяться до глубины 4 м в подводном канале АЭС, а на дне в некоторых районах они были отмечены на глубине 3—4 м. Обилие фитопланктона снизилось от величин порядка 10 до 1 г/м^3 , а в некоторые годы — и до $0,1 \text{ г/м}^3$.

Не вызывает сомнения, что увеличение прозрачности за счёт активной фильтрации дрейссеной является важным фактором в перестройке экосистемы, однако следует признать, что осветление воды является лишь одним из пусковых механизмов целого комплекса процессов [31]. Дрейссена не просто входит в аборигенную экосистему, но и формирует новый биоценоз. Для развития донных автотрофов (нитчатые водоросли, микрофитобентос,

2. Валовая первичная продукция в оз. Нарочь и вклад различных группировок в её формирование ([19])

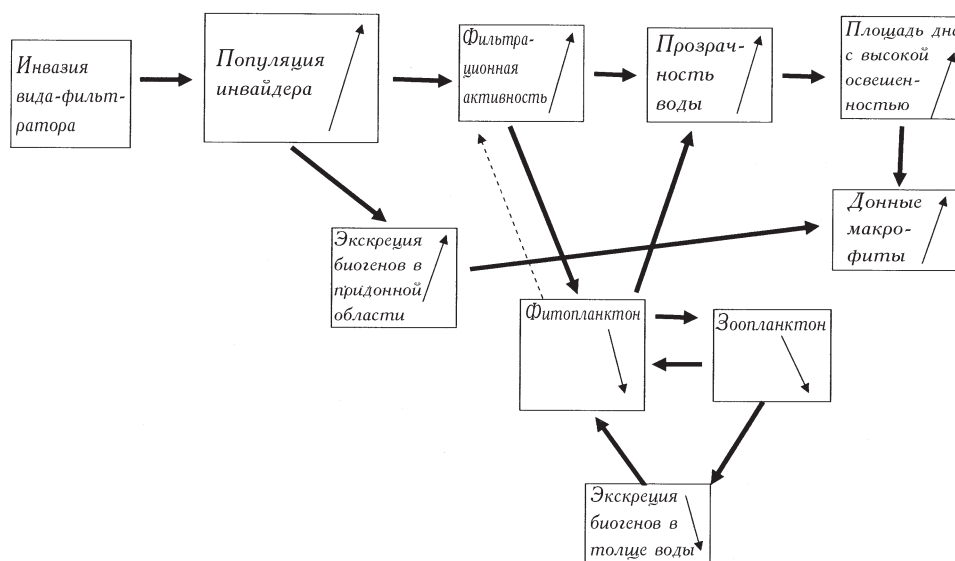
Периоды	Валовая первичная продукция				
	общая, ккал/м ² ·сезон	фито- планктон, %	макро- фиты, %	пери- фитон, %	микро- фитобен- тос, %
До вселения дрейссены, (1970—1980-е гг.)	1207	50,4	12,6	37,0	—
После вселения дрейссены, (2002—2004 гг.)	1403	44,6	31,1	17,8	6,6

высшие растения) недостаточно лишь увеличения подводной освещённости при возрастании прозрачности воды. Для их роста необходимо перераспределение биогенных элементов, то есть увеличение их поступления в донную подсистему, хотя при определённых условиях оно ограничено. Так, водорослевые маты препятствуют взмучиванию и уменьшают диффузию биогенных веществ из донных отложений [14]. Донные водоросли своей жизнедеятельностью активно влияют на рН среды (см. ниже).

Концептуальная модель контуризации при вселении фильтраторов достаточно сложна (рис. 1). Факторами контуризации выступает как механическое осветление воды за счёт фильтрации, так и изменение потоков биогенных веществ. Динамику последних в водной толще определяют планктонные организмы и контуробионты, которые как потребляют, так и экскретируют соединения фосфора, азота и др. [37]. Популяция дрейссены становится существенным фактором формирования этих потоков на литорали, своеобразным шунтом [48]. Снижение обилия фитопланктона приводит к снижению обилия зоопланктона и, как следствие — количества экскретируемых биогенов в водной толще. Следует также отметить, что жизнедеятельность фильтраторов-контуробионтов зависит от первичной продукции пелагиобионтов (фитопланктона). Поэтому рано или поздно включается обратная связь (см. рис. 1, пунктирная стрелка), которая определяет лимитирование развития фильтраторов. Однако следует учесть, что имеются данные о существенной доле в рационе дрейссены и донного детрита [29]. Таким образом, согласно этой модели процессы контуризации происходят с увеличением площади дна с высокой освещённостью и поступлением биогенных веществ в придонную область.

Модель процессов контуризации при повышении солёности

Минерализация воды представляет собой один из важнейших экологических факторов для гидробионтов, её влияние имеет много аспектов — как физиологических [34, 41], так и экоморфологических [2]. Изменение минерализации, особенно в водоёмах с высокой солёностью, приводит к существенному увеличению плавучести организмов. Это оказывается особенно

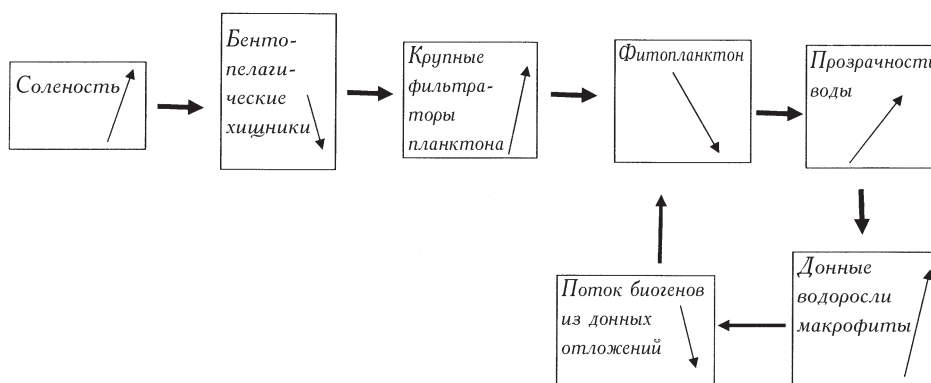


1. Концептуальная модель процесса контуризации при вселении фильтратора-контуробионта. Здесь и на рис. 2—4: стрелки внутри блоков означают возрастание или снижение количественных характеристик или интенсивности процессов.

важным для донных форм, которые, приобретая положительную плавучесть, практически не могут заселять свойственные им донные биотопы, что обедняет донные сообщества [13]. Авторы делают вывод, что «увеличение солёности приводит к уменьшению видового разнообразия, в первую очередь консументов, а также постепенному сокращению роли донных сообществ» [13, с. 304]. Таким образом, в той или иной степени происходит уменьшение роли контурных группировок. Однако это лишь часть сложных взаимодействий, имеются данные и о возрастании их роли.

Механизм трансформации структуры экосистемы мелководного озера при изменении солёности описан на примере оз. Тобечикского на Керченском полуострове [14]. Возрастание солёности с 57 до 100‰ произошло в связи с изменением климатических факторов, а именно с увеличением испарения с поверхности озера за счет возрастания среднемесячной температуры. Это привело к элиминированию бентопелагических хищных амфипод *Gammarus aequicauda* Martynov, что сняло пресс на популяцию крупных жаброногов-фильтраторов *Artemia parthenogenetica* Bowen et Sterling. В результате таких перестроек обилие и продукция фитопланктона значительно сократились. Прозрачность воды возросла с 0,5 до 1,0 м, свет стал проникать практически до дна. Биомасса нитчатых водорослей *Cladophora vadorum* (Aresch.) Kütz. и *Cl. albida* (Huds) Kütz. достигла 4 кг/м². Общая первичная продукция возросла на порядок относительно режима «мутной» воды при высоком обилии фитопланктона.

Таким образом, в водоёме произошли изменения, связанные именно с контуризацией, то есть существенным смещением продукционно-деструкционных процессов в контурные биотопы. Концептуальная модель процесса



2. Концептуальная модель процесса контуризации при увеличении солёности.

выглядит последовательной цепочкой событий, за исключением одной циклической взаимосвязи фитопланктона и донных нитчатых водорослей (рис. 2), которые могут оказывать на него негативное аллелопатическое воздействие [14].

Модель процессов контуризации при биоманипуляциях

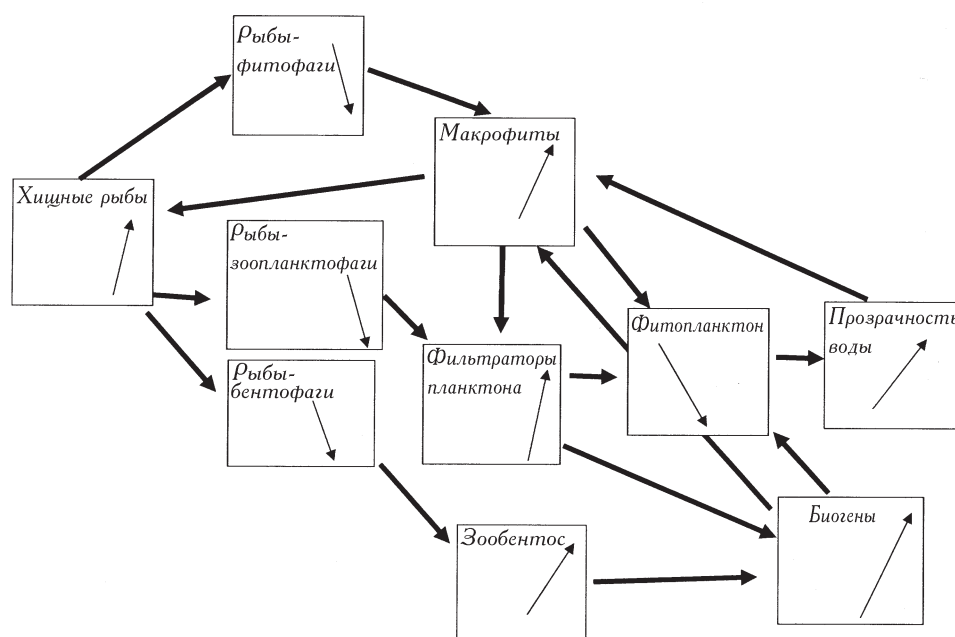
В последние десятилетия широкое распространение получили различные мероприятия, направленные на ограничение процессов, связанных с евтрофированием водоёмов, которое в наибольшей степени проявляется в виде «цветения» воды синезелёными водорослями (цианопрокариотами). Поскольку одним из инструментов этих мероприятий было активное снижение или, наоборот, увеличение популяций тех или иных организмов, например хищных рыб, они получили название биоманипуляций [12]. Следует отметить, что их основной задачей было снижение «цветения» воды водорослями и повышение прозрачности, а не повышение обилия контуробинтов. Тем не менее, значительное количество данных указывает на то, что сохранение результатов биоманипуляций, направленных на снижение развития фитопланктона, связано с поддержанием высокого обилия макрофитов, «играющих ключевую роль в стабилизации эффекта биоманипуляции» [12, с. 12].

Один из распространённых вариантов биоманипуляций базируется на гипотезе трофического каскада (манипуляции типа «top-down», то есть сверху вниз по трофическим цепям). Практически это выполняется за счёт снижения численности рыб-зоопланктофагов, например вселением в водоём хищных рыб, что оказалось гораздо более эффективным, чем вселение рыб-фитопланктофагов [9, 16]. В топическом аспекте заросли высших водных растений способствуют повышению эффективности добывания пищи хищными рыбами-засадчиками и увеличивают вероятность нахождения убежищ зоопланктоном (рис. 3). Высшие водные растения обладают

также большей конкурентоспособностью относительно поглощения биогенных элементов по сравнению с фитопланктоном, а также аллелопатически воздействуют на него [57]. Кроме того, макрофиты получают биогенные вещества не только из воды, но и из донных грунтов. В их зарослях, так же как и под матами нитчатых водорослей, уменьшается рециклинг биогенов в воду из донных отложений за счёт ослабления гидродинамических воздействий.

Взаимосвязь между обилием фитопланктона и количественными показателями развития макрофитов в процессе биоманипуляции проявляется достаточно чётко, что показано на примере в оз. Звемлуост (Нидерланды) [56]. Она была проведена после того, как при помощи гербицидов в озере были практически полностью уничтожены высшие водные растения (это можно назвать деконтуризацией), что привело к значительному «цветению» воды. Содержание хлорофилла достигало 250 мкг/дм^3 , прозрачность по диску Секки не превышала 0,3 м. После проведения биоманипуляции (увеличение количества хищных рыб) прозрачность быстро возросла до 2,2 м, количество хлорофилла в воде снизилось до $8,4 \text{ мкг/дм}^3$. Эффект от неё в течение нескольких лет поддерживался не только высокой численностью ракообразных — фильтраторов планктона, но и восстановлением вегетации высших водных растений — элодеи (*Elodea nuttallii* Planch. St. John), роголистника (*Ceratophyllum demersum* Gray) и рдеста (*Potamogeton berchtoldii* Fieber). Однако в дальнейшем выедание растений птицами (лысухой *Fulica atra* L.), восстановление и резкое увеличение популяции краснопёрки (*Scardinius erythrophthalmus* L.) привели к возвращению озера в режим «мутной» воды, количество хлорофилла в воде возросло в пять раз. Следует отметить, что прямого воздействия на непосредственных «регуляторов» обилия планктона не было.

Во взаимосвязях между основными блоками в концептуальной модели процессов контуризации можно выделить последовательные и циклические (см. рис. 3). Достаточно хорошо прослеживается следующая последовательность: рост популяций хищных рыб приводит к снижению численности рыб-зоопланктофагов, что снижает пресс хищников на зоопланктон. В результате роста численности последнего снижаются обилие фитопланктона, в связи с чем возрастает прозрачность воды, расширяются площади достаточно хорошо освещённого дна, возрастает обилие макрофитов. Они, в свою очередь, предоставляют убежище рыбам и зоопланктону. Кроме того, можно предположить, что возрастание пресса хищных рыб на рыб-бентофагов приводит к увеличению обилия зообентоса, что, в свою очередь, способствует увеличению экскреции биогенов в придонной области [46]. Биогенные вещества, поступающие в воду, в частности за счёт экскреции зоопланктоном, потребляются фитопланктоном в ограниченном количестве из-за сильного выедания водорослей зоопланктоном [56]. Данная модель даёт объяснение тому, насколько важны макрофиты в процессах контуризации экосистемы при биоманипуляциях, и демонстрирует, что для успеха последних в целом важны процессы не только в пелагической части экосистемы, но и в контурной.



3. Концептуальная модель процесса контуризации при биоманипуляциях.

Модель процессов контуризации при трофоманипуляциях

Кроме биологических манипуляций, проводятся различные мероприятия по направленному изменению трофности водоёмов, которые могут быть названы трофоманипуляциями, например удобрение прудов. На основании результатов этих работ были предложены рекомендации по увеличению рыбопродуктивности [10]. Следует отметить, что рекомендации по удобрению рыбохозяйственных водоёмов подчеркивают необходимость систематического уничтожения макрофитов, то есть затрат энергии на нежелательные в данном случае процессы контуризации. Рекомендуется использовать растительноядных рыб, то есть сочетать трофоманипуляции с биоманипуляциями. Однако рыбоводные пруды представляют собой в значительной мере управляемые экосистемы, в которых все процессы направлены на максимальный выход товарной продукции. Поэтому менее антропогенно детерминруемый процесс контуризации целесообразно рассмотреть на примере экспериментов в озёрной экосистеме.

При экспериментальном увеличении трофности в ацидном олиготрофном с признаками дистрофии оз. Смоляк в Польше (прозрачность 4,5 м по диску Секки, рН 4,5) было показано, что в течение четырёх лет внесения фосфорных и калийных удобрений и извести первичная продукция нарастала за счёт фитопланктона, а прозрачность воды закономерно снижалась [23]. Таким образом, озеро постепенно переходило в режим «мутной воды». Однако далее биогены использовались в основном интенсивно развиваю-

щились нитчатыми водорослями (*Spirogyra* sp.), а затем высшими водными растениями, видовое богатство которых постепенно увеличивалось. Прозрачность воды достигла значений, характерных для олиготрофного озера, содержание хлорофилла в воде снизилось с 37,0 до 6,2 мкг/дм³. Биомасса высших водных растений стала выше, чем в евтрофных озёрах региона. Авторы полагают, что в переключении потока биогенов с пелагической подсистемы на контурную основную роль сыграло постоянное увеличение концентрации кальция и колебания рН среды. Таким образом, удобрение привело к евтрофированию, однако так же, как и в оз. Нарочь, признаки евтрофирования в значительной мере проявились не в пелагической, а в контурной подсистеме.

Само внесение дополнительных биогенных веществ (трофоманипуляции) представляет собой более сложный процесс, чем просто добавление или суммарное увеличение содержания биогенов в экосистеме. Основная особенность поведения этих веществ после внесения в водоёмы состоит в том, что их содержание в воде достаточно быстро снижается практически до уровня, предшествовавшего удобрению. При этом только небольшая часть потребляется непосредственно фитопланктоном, а остальное переходит в донные отложения. На 1 га прудов в грунте могут содержаться сотни килограммов связанного фосфора, а растворенного в воде — всего доли килограмма, то есть в сотни раз меньше [10]. Однако поддержание высокой продукции в планктоне происходит не за счёт высокого содержания биогенов, а за счёт их высокой оборачиваемости [16]. Таким образом, существует возможность достаточно интенсивного обогащения донных отложений этими веществами, что само по себе может быть предпосылкой контуризации. Направление миграции биогенов в системе вода — донные отложения зависит от многих факторов, которые могут опосредованно влиять и на процессы контуризации. Например, кислые грунты прочно связывают фосфор, который образует соединения с окислами железа и алюминия. Смещение рН воды в щелочную сторону определяет его более активный выход в воду и установление равновесия на более высоком уровне. Поскольку при интенсивном фотосинтезе рН смещается в сторону повышения, в водорослевых матах может происходить явление «автокатализации», когда за счёт фотосинтеза возрастают рН и поток фосфора в придонной области, что способствует росту водорослей, интенсификации фотосинтеза и возникновению своеобразной «бентической петли». В перифитоне, на твёрдом субстрате, такое явление невозможно, хотя следует иметь в виду, что некоторое количество седиментов скапливается и в перифитонных водорослевых матах.

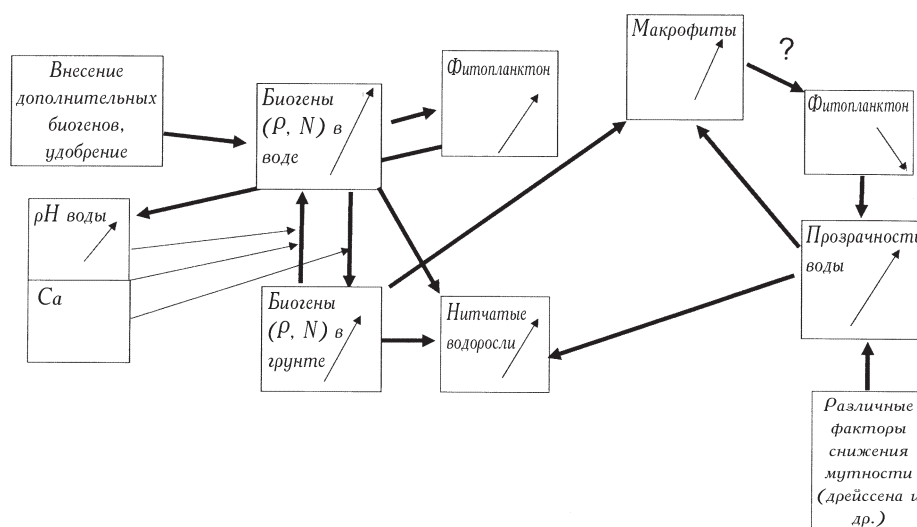
При высоких минерализации, концентрации кальция и рН происходит образование плохо растворимых соединений CaCO_3 параллельно со связыванием соединений фосфора — образованием $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$. Весь этот процесс можно рассматривать как биогенную декальцинацию и дефосфоризацию [10]. В некоторых водоёмах, например в охладителях энергетических станций, где за счёт испарения воды существует вполне очевидная тенденция к повышению минерализации, такие процессы весьма вероятны.

Кроме целенаправленных трофоманипуляций, как один из вариантов изменения трофической ситуации в водоёмах можно рассматривать сброс не-

достаточно очищенных вод, богатых соединениями фосфора и азота (естественно, с учётом того, что они не преследуют целей собственно «манипуляций», то есть управления). Так, общий объём сточных вод с очистных сооружений в отводящий канал Хмельницкой АЭС за период с 2006 по 2009 г. составил 22,9 млн. м³. С этими стоками в водоём поступило 52,9 т фосфатов и 155,7 т нитратов. Концентрация биогенных элементов в сбросной воде была на два порядка выше, чем в водоёме-охладителе [38]. Среднегодовой сток р. Гнилой Рог, которая служит водоисточником всей техно-экосистемы, в 2002—2007 гг. составлял 25,0 млн. м³ при объёме водоёма-охладителя около 120 млн. м³. Со стоком реки в водоём поступало около 0,5 т/год фосфора фосфатов, что составляет 10,3% его общего внешнего поступления [38]. Процессы контуризации после вселения дрейссены в этом водоёме выразились в значительном развитии нитчатых водорослей (их общий запас в летний период возрос более чем в 70 раз), а затем и погружённых высших водных растений. Не вызывает сомнения, что, кроме воздействия дрейссены, на процесс контуризации повлияло и постоянное поступление биогенов. В частности, в период массового развития дрейссены отмечалось существенное снижение содержания кальция, что при высокой интенсивности фотосинтеза и возрастании рН должно было вызывать усиление потока фосфора из донных отложений. Таким образом, внешние факторы евтрофирования и увеличение содержания биогенных веществ сочетались с внутриводоёмными процессами.

Система взаимосвязей между элементами в концептуальной модели процессов контуризации выглядит достаточно сложно (рис. 4). Как было описано выше, в опыте по удобрению озера [23] прослеживалась следующая последовательность связанных событий: в первый период после внесения удобрений возросло содержание кальция и калия, вслед за этим — рН, поскольку увеличилась буферность воды. Рост рН повлиял на усиление потока биогенов из донных отложений, но при дальнейшем возрастании содержания кальция направление потока менялось на обратное. Следует отметить, что при известковании оз. Флесек (Польша) без внесения дополнительных удобрений содержание биогенных веществ в воде также первоначально возрастало, а затем снижалось и оставалось низким [11]. Смещение баланса потоков биогенов в системе вода — донные отложения в направлении их вывода из водной толщи, а также возможное (знак вопроса в модели) конкурентное преимущество нитчатых водорослей и высших растений по отношению к фитопланктону приводит к снижению его обилия. Можно предположить, что чисто гидрохимические явления были основными в процессах контуризации только на первых этапах трофоманипуляции. При достижении макрофитами определённого порога количественного развития они сами начали играть ключевую роль в экосистемных процессах. При наличии дополнительных факторов (см. пример ХАЭС) контуризация при трофоманипуляциях может, вероятно, ускоряться.

Описанный выше процесс контуризации весьма сходен с последствиями общего евтрофирования. Это явление продолжает оставаться актуальной проблемой для многих континентальных водных объектов и морских акваторий. В частности, отмечается, что за последние десятилетия поступление фосфора и азота в Балтийское море увеличилось в несколько раз. Это при-



4. Концептуальная модель процесса контуризации при трофоманипуляциях.

водит не только к увеличению биомассы фитопланктона, но и к массовому развитию нитчатых водорослей на мелководьях [15]. Мутность воды повышается, что приводит к смене донных макроформ, а именно — быстрорастущие нитчатые водоросли (*Cladophora glomerata* (L.) Kütz, *Pylaiella littoralis* L.), вероятно менее чувствительные к невысокой освещённости, вытесняют многолетние бурые макроводоросли (*Fucus vesiculosus* L.). Водорослевые маты не только на твёрдых, но и на мягких грунтах распространились в Балтийском море до глубины 15 м, их толщина в прибрежной зоне Финского залива достигала 30 см [15]. Важно отметить, что наряду с донными скоплениями нитчатых водорослей наблюдались и всплывающие, то есть они интенсивно развивались не только в бентали и перифитали, но и в нейстали, что для них нехарактерно [47].

Описанный процесс вряд ли можно безоговорочно назвать «контурризацией», однако явление массового развития водорослей-контуробионтов в связи с процессами евтрофирования заслуживает большого внимания. Возможно, здесь присутствуют элементы следующей модели — агрессивного контуробионта.

Модель процесса контуризации, вызванного агрессивным контуробионтом

В некоторых случаях в водоёмах могут складываться условия для интенсивного развития некоторых уже присутствующих популяций контуробионтов или же популяции вида-вселенца. Таким образом, развитие контурных группировок становится зависимым от жизнедеятельности одной-двух популяций. Важно подчеркнуть, что, как правило, они являются крайне мощным эдификатором. Роль этих видов в экосистеме определяется не только их собственной жизнедеятельностью, но также и тем, что они формиру-

ют новые сообщества. Одним из таких организмов являются моллюски-дрейссениды. Кроме того, что они меняют условия обитания других организмов и являются одним из факторов контуризации (см. рис. 1), собственно их популяции, достигая значительного развития, существенно увеличивают биомассу и деструкционные показатели контурных сообществ. По нашим данным, в охладителях АЭС в перифитоне биомасса *Dreissena* может достигать 30 кг/м². Также следует учитывать, что раковины моллюсков становятся массовым твёрдым субстратом для поселения перифитонных водорослей [53], то есть происходит «перифитонизация» бентали.

Другим примером может быть *Vallisneria spiralis* L., которая, вселяясь в водоёмы, особенно те, которые получают подогретые сбросные воды энергетических станций, также достигает высокой биомассы. В литорали оз. Лихеньского (Польша) эти погруженные растения, биомасса которых достигала нескольких килограммов на 1 м², массово развивались с июня по октябрь [49]. До вселения валлиснерии в этом озере массового развития достигали нитчатые водоросли (*Cladophora* sp.), затем наяда морская (*Najas marina* L.). В Беловском водохранилище (Кемеровская обл.) в зоне сброса подогретых вод ТЭС, биомасса валлиснерии с апреля по октябрь составляла 2,1—8,8 кг/м², продукция — 670 г/м²·сезон [59].

Интересным примером представляется развитие рогульника плавающего — водяного ореха (*Trapa natans* L.). Поскольку основная часть растения — это плавающая на поверхности розетка листьев на коротком стебле, его массовое развитие может рассматриваться как явление контуризации, однако не в бентали или перифитали, а в нейстали.

Данную модель пока сложно представить графически, поскольку неясны взаимодействия между отдельными блоками. Тем не менее, существование прямой контуризации за счёт интенсивного развития контуробионтов и, соответственно, резкое возрастание роли контурных сообществ не вызывают сомнения.

Заключение

Структура гидросферы в целом и её отдельных подразделений такова, что контурные элементы, не занимающие, как правило, первых мест по объёму или площади, играют чрезвычайно важную роль в трансформации вещества и энергии. В определённых условиях контурные сообщества становятся ключевыми в водных экосистемах. Это явление отмечено как на больших морских акваториях, так и во внутренних водоёмах. Анализ имеющихся материалов показал, что явление контуризации, рассматриваемое как существенное возрастание продукционно-деструкционных процессов в контурных подсистемах, вплоть до перестройки всей экосистемы водоёма, может быть вызвано различными причинами и имеет много проявлений и аспектов.

Контуризация может рассматриваться как «этап эволюции» озёрной экосистемы [32]. В крупных водоёмах и озёрах процесс контуризации протекает достаточно долго. В то же время в небольшом водоёме он может ограничиться одним сезоном, смена гидробиологического режима может произойти довольно

быстро. То есть, при исследовании процессов контуризации необходимо учитывать масштабы экосистем.

Представленные концептуальные модели процесса контуризации имеют как определённые различия, так и общие черты. Те или иные биотические и абиотические явления, которые рассматриваются как пусковой механизм всего процесса, приводят к сходным результатам — снижению обилия планктонных водорослей и возрастанию роли контуробионтов. Возрастание прозрачности воды в процессе контуризации отмечается в большинстве случаев. При этом происходит относительное увеличение размеров местообитаний с достаточной освещённостью, а также определённое перераспределение потоков биогенных веществ.

Следует обратить внимание на некоторые различия оценки результатов процессов контуризации. В естественных водоёмах происходит смена гидробиологических режимов и существенная перестройка всей экосистемы, что в целом определяет адаптацию экосистемы к изменившимся условиям, например климатическим. В техно-экосистемах процессы контуризации и их последствия могут иметь важное значение, поскольку биологические помехи в работе многих технических систем связаны именно с жизнедеятельностью и развитием популяций и сообществ организмов-контуробионтов.

Автор выражает искреннюю признательность за консультации и обсуждение материалов статьи О. П. Оксийук, Ю. П. Зайцеву и Рамешу Гулати.

**

Обговорюються різні прояви процесів контуризації, що розглядаються як істотне зміщення продукційно-деструкційних процесів з пелагічної в контурні угруповання гідробіонтів (перифітон і бентос, вищі водні рослини), спричинений різними факторами. Наведено і проаналізовано концептуальні моделі процесів контуризації.

**

Paper deals with different displays of processes of contourization, as substantial displacement of production-destruction from pelagial to contour communities (periphyton, benthos and higher aquatic plants), caused by different reasons. The conceptual models of contourization processes have been discussed.

**

1. Айзатуллин Т.А., Лебедев В.А., Хайлов К.М. Океан. Активные поверхности и жизнь. — Л.: Гидрометеиздат, 1979. — 192 с.
2. Алеев Ю.Г. Экоморфология. — Киев: Наук. думка, 1986. — 423 с.
3. Алимов А.Ф. Продукционные характеристики озёрных экосистем // Гидробиол. журн. — 2000. — Т. 36, № 1. — С. 3—14.
4. Бульон В.В. Общая характеристика некоторых озёр южной Карелии, разнотипных по степени кислотности и гумифицированности // Тр. ЗИН РАН. — 1997. — Т. 272. — С. 5—28.
5. Бульон В.В. Первичная продукция в литоральной и открытой части озёрных экосистем // Закономерности гидробиологического режима водоёмов разного типа. — М.: Науч. мир, 2004. — С. 208—226.

6. Бульон В.В., Винберг Г.Г. Соотношение между первичной продукцией и рыбопродуктивностью водоёмов // Основы изучения водных экосистем. — Л., 1981. — С. 5—10.
7. Вернадский В.И. Биосфера. — Л.: Науч. хим.-техн. изд-во, 1926. — 146 с.
8. Винберг Г.Г. Общие особенности продукционного процесса в Нарочанских озёрах // Экологическая система Нарочанских озёр. — Минск: Изд-во Университетское, 1985. — С. 269—284.
9. Винберг Г.Г. О принципиальной невозможности регулирования численности синезеленых водорослей с помощью рыб-планктофагов // Антропогенное перераспределение органического вещества в биосфере. — СПб.: Наука, 1993. — С. 130—132.
10. Винберг Г.Г., Ляхнович В.П. Удобрение прудов. — М.: Пищ. пром-сть, 1965. — 271 с.
11. Гильбрихт-Ильковска А., Рыбак Я., Каяк З. и др. Реакция двух дистрофных озёр на известкование и удобрение // Гидробиол. журн. — 1977. — Т. 13, № 6. — С. 39—45.
12. Гладышев М.И. Биоманипуляция как инструмент управления качеством воды в континентальных водоёмах (обзор литературы 1990—1999 гг.) // Биология внутр. вод. — 2001. — № 2. — С. 3—15.
13. Голубков С.М., Алимов А.Ф. Биологическое разнообразие и продуктивность водоёмов. Заключение // Динамика биологического разнообразия и биоресурсов континентальных водоёмов / Под ред. А. Ф. Алимова, С. М. Голубкова. — СПб.: Наука, 2012. — С. 302—311.
14. Голубков С.М., Голубков М.С. Климатические факторы и гидробиологические режимы мелководных солёных озёр // Там же. — С. 113—126.
15. Губелит Ю.И. Прибрежные альгоценозы при антропогенном евтрофировании на примере восточной части Финского залива // Там же. — С. 156—167.
16. Гутельмахер Б.Л. Метаболизм планктона как единого целого. Трофометаболические взаимодействия зоо- и фитопланктона. — Л.: Наука, 1986. — 155 с.
17. Живое вещество и биосфера. — М.: Мысль, 1994. — 672 с.
18. Жукова Т.В., Остапеня А.П. Влияние на экосистему Нарочанских озёр вселенца моллюска-фильтратора *Dreissena polymorpha* Pallas // Озёрные экосистемы: Материалы II науч. конф., 20—26 сент. 2003 г., Минск; Нарочь. — Минск: Изд. центр Белорус. ун-та, 2003. — С. 438—440.
19. Жукова А.А., Остапеня А.П., Жукова Т.В. Оценка значимости различных автотрофных компонентов в формировании продуктивности мезотрофного озера // Озёрные экосистемы: Материалы III науч. конф., 17—22 сент. 2007 г., Минск; Нарочь. — Минск: Изд. центр Белорус. ун-та, 2007. — С. 55—56.
20. Зайцев Ю.П. Морская нейстонология. — Киев: Наук. думка, 1970. — 264 с.
21. Зайцев Ю.П. Контуробионты в мониторинге океана // Комплексный глобальный мониторинг Мирового океана: Тр. Междунар. симп. — Л.: Гидрометеиздат, 1985. — Т. 2. — С. 76—83.

22. Зайцев Ю.П. Введение в экологию Черного моря. — Одесса: Эвен, 2006. — 224 с.
23. Згановски Б., Корицка М., Бнинська М. и др. Изменение в дистрофном озёре под влиянием удобрения // Гидробиол. журн. — 1977. — Т. 13, № 6. — С. 32—37.
24. Зенкевич Л.А. Об акклиматизации в Каспийском море новых кормовых (для рыб) беспозвоночных и теоретические к ней предпосылки // Бюл. МОИП. — 1940. — Т. 49, № 1. — С. 19—32.
25. Зернов С.А. Общая гидробиология. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. — 587 с.
26. Каратаев А.Ю., Бурлакова Л.Е. Роль дрейссены в озёрных экосистемах // Экология. — 1993. — № 3. — С. 232—236.
27. Ляхнович В.П., Каратаев А.Ю., Митрахович П.А. Влияние *Dreissena polymorpha* Pallas на экосистему евтрофного озера // Биология внутр. вод. — 1983. — № 60. — С. 25—28.
28. Ляхнович В.П., Минц А.Г., Христенко К.С., Ефимова Е.Н. Инструкция по применению минеральных удобрений в рыбоводных прудах различных почвенно-климатических зон СССР. — М.: ВНИИПРХ, 1975. — 37 с.
29. Махутова О.Н., Пряничникова Е.Г., Гладышев М.И., Сущик Н.Н. Сезонная динамика спектра питания *Dreissena polymorpha* в Рыбинском водохранилище. — Докл. РАН. — 2008. — Т. 423, № 5. — С. 710—713.
30. Оксюк О.П., Стольберг Ф.В. Управление качеством воды в каналах. — Киев: Наук. думка, 1986. — 176 с.
31. Остапеня А.П. Деевтрофикация или бентификация? // Озёрные экосистемы: Материалы III Науч. конф., 17—22 сент. 2007 г., Минск; Нарочь. — Минск: Изд. центр Белорус. ун-та, 2007. — С. 31—32.
32. Остапеня А.П., Жукова Т.В., Михеева Т.М. Бентификация как этап эволюции Нарочанских озёр // Вестн. Белорус. ун-та, сер. 2. — 2011. — № 3. — С. 62—66.
33. Пономаренко А.Г. Эволюция экосистем континентальных водоёмов // Проблемы водной энтомологии России и сопредельных стран. — Воронеж: Изд. центр. Воронеж. ун-та, 2007. — С. 228—259.
34. Проссер Л., Браун Ф. Сравнительная физиология животных. — М.: Мир, 1967. — 766 с.
35. Протасов А.А. Жизнь в гидросфере. Очерки по общей гидробиологии. — Киев: Академперіодика, 2011. — 704 с.
36. Протасов А.А., Силаева А.А. Контурные группировки гидробионтов в техно-экосистемах ТЭС и АЭС. — Киев, 2012. — 274 с.
37. Романенко В.Д., Арсан О.М., Соломатина В.Д. Кальций и фосфор в жизнедеятельности гидробионтов. — Киев: Наук. думка, 1982. — 152 с.
38. Техно-экосистема АЭС. Гидробиология, абиотические факторы, экологические оценки / Под ред. А. А. Протасова. — Киев, 2011. — 234 с.
39. Хайлов К.М. Что такое жизнь на земле? — Одесса: Друк, 2001. — 238 с.
40. Хендерсон-Селмерс Б. Инженерная лимнология. — Л.: Гидрометеиздат, 1987. — 335 с.
41. Хлебович В.В. Критическая солёность биологических процессов. — Л.: Наука, 1974. — 236 с.

42. Щербаков А.П. Озеро Глубокое. Гидробиологический очерк. — М.: Наука, 1967. — 379 с.
43. Щербина Г.Х. Структура биоценоза *Dreissena polymorpha* (Pallas) и роль моллюска в питании плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus) озера Плещеево // Биология внутр. вод. — 2008. — № 4. — С. 72—80.
44. Экологическая система Нарочанских озёр / Под ред. Г. Г. Винберга. — Минск: Изд-во Университетское, 1985. — 303 с.
45. Экосистема водоёма-охладителя Лукомльской ГРЭС. — Минск: Право и экономика, 2008. — 145 с.
46. Devine J., Vanni M. Spatial and seasonal variation in nutrient excretion by benthic invertebrates in eutrophic reservoir // Freshwat. Biol. — 2002. — Vol. 47. — P. 1107—1121.
47. Dodds W.K., Gudder D. The ecology of *Cladophora* // J. Phycol. — 1992. — Vol. 28. — P. 415—427.
48. Hecky R.E., Smith R.E., Barton D.R. et al. The nearshore phosphorus shunt: a consequence of ecosystem engineering by dreissenids in the Laurentian Great Lakes // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. — 2004. — Vol. 61. — P. 1285—1293.
49. Hutorowicz A. *Vallisneria spiralis* L. (Hydrocharitaceae) in lakes in vicinity of Konin lakes (Kujawy Lakeland) // Biodiv. Res. Conserv. — 2006. — Vol. 1—2. — P. 154—158.
50. Karatayev A., Burlakova L., Padilla D. The effects of *Dreissena polymorpha* (Pallas) invasion on aquatic communities in Eastern Europe // J. Shellfish Res. — 1997. — Vol. 16, N 1. — P. 187—203.
51. Karatayev A., Burlakova L., Padilla D. Impacts of Zebra mussels on aquatic communities and their role as ecosystem engineers // Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management. — Dordrecht; Boston; London: Kluwer Acad. publ., 2002. — P. 433—446.
52. Leach J. Impacts of Zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) on water quality and fish spawning reefs in western Lake Erie // Zebra mussels: biology, impacts, and control. — Boca Raton: Lewis publ., 1993. — P. 381—497.
53. Makarevich T.A., Mastitsky S.E., Savich I.V. Phytoplankton on the shells of *Dreissena polymorpha* (Pallas) in Lake Naroch // Aquat. Invasions. — 2008. — Vol. 3. — P. 283—295.
54. Mellina E., Rasmussen J., Mills E. Impact of Zebra mussel on phosphorus cycling and chlorophyll in lakes // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. — 1995. — Vol. 52. — P. 2553—2573.
55. Scheffer M., van Ness E.N. Shallow lakes theory revised: various alternative regimes driven by climate, nutrients, depth and lake size // Hydrobiologia. — 2007. — Vol. 584. — P. 455—466.
56. Van Donk E., Gulati R.D. Transition of lake of turbid state 6 year after biomanipulation: mechanism and pathways // Water Sci. Technol. — 1995. — Vol. 32. — P. 197—206.
57. Van Donk E., van de Bund W. Impact of submerged macrophytes including charophytes on phyto- and zooplankton communities: allelopathy versus other mechanisms // Aquat. Bot. — 2002. — Vol. 72. — P. 261—274.
58. Vannote R.L., Minchall G.W., Cummins K.W. et al. The river continuum concept // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. — 1980. — Vol. 37. — P. 130—137.

59. *Yanygina L.V., Kirillov V.V., Zarubina E.Y.* Invasive species in the biocenosis of the cooling reservoir of Belovskaya power plant (Southwest Siberia) // Russian J. Biol. Invasions. — 2010. — Vol. 1, N 1. — P. 50—54.
60. *Zaitsev Yu.* Major accumulations of life and main «pain points» in the seas and oceans // J. Environ. Sci. Eng. — 2012. — A 1. — P. 886—897.
61. *Zhu B., Fitzgerald D.G., Mayer C.M. et al.* Alteration of ecosystem function by Zebra mussels in Oneida Lake: impacts on submerged macrophytes // Ecosystems. — 2006. — Vol. 9. — P. 1017—1028.

Институт гидробиологии НАН Украины, Киев

Поступила 29.07.13