

УДК 574.5

ТРОФОДИНАМИКА КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ВОДОЕМОВ: ОТ БАЛАНСОВОГО ПОДХОДА К ДИНАМИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ЭКОСИСТЕМ

© 2006 С.М. Голубков

Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург

В статье обсуждается динамическая изменчивость экосистем, которая в рамках трофодинамического направления в экологии может быть использована для преодоления негативных последствий экологического кризиса. Знание закономерностей динамики экосистем должно лежать в основе сценариев их восстановления и управления.

«Все течет все изменяется» - этот привычный тезис Гераклита становится не столь привлекательным, когда речь идет об экологических системах. До сих пор динамическая изменчивость экологических систем, под которой понимаются закономерные циклические и нециклические изменения их структуры и функционирования, большинством исследователей и управленцев воспринимается как досадная помеха в их изучении и управлении. Люди далекие от экологии вообще не склонны воспринимать естественность постоянных изменений, отделяясь уклончивым утверждением, что «раньше все было чище». Между тем само это утверждение вполне можно поставить под сомнение, все зависит, какую временную шкалу рассматривать. Например, методами палеоэкологии показано, что проблемы эвтрофикации Балтийского моря не менее остро, чем сейчас, стояли около 6 млн. лет назад и, в отличие от современных, были вызваны вполне естественными причинами [12]. С другой стороны, очевидно, что антропогенное воздействие на природу, вызывающее такие глобальные экологические проблемы, как повсеместное сокращение биологического разнообразия, разрушение биотопов, изменение климата и повсеместное распространение чужеродных видов организмов, в настоящее время становится основным фактором, вызывающим не-

гативные изменения экологических систем. В этих условиях динамичность экологических систем, т.е. к способности к быстрым изменениям в ответ на определенные изменения окружающей среды, становится не менее важным свойством, чем и устойчивость и упругость, поскольку может служить основой для их восстановления или адаптивного управления. Под последним понимается такой режим управления, который учитывает естественную динамику экосистемы, и потребности практики адаптируются к этой динамике и возможностям экосистемы [9]. Поэтому разработка методов и способов прогнозирования возможных изменений в экосистемах представляет собой особую задачу, решение которой может быть выполнено только при знании процессов, протекающих в них, и закономерностях их качественных и количественных изменений при переменах в окружающей среде [1].

Цель настоящей статьи – на примере трофодинамического направления в экологии обратить внимание гидробиологов, что динамическая изменчивость экосистем, наряду с другими фундаментальными их свойствами, такими как устойчивость и упругость, может быть использована для преодоления негативных последствий экологического кризиса последних десятилетий.

Балансовый подход в исследованиях трофодинамики континентальных водоемов

Балансовый подход, несомненно, можно рассматривать в числе наиболее плодотворных примеров применения системного анализа в гидробиологии. Благодаря ему многочисленные трофические связи в экосистеме преобразуются в стройную систему трофических уровней, описываемую законами термодинамики. Применение балансового подхода к конкретным экосистемам стимулировало широкое изучение и накопление данных по величинам первичной и вторичной продукции, деструкции органического вещества в водоемах, скоростей роста, питания и затрат энергии на обмен веществ у различных групп гидробионтов и зависимостей этих характеристик от многочисленных факторов внешней среды. Была разработана трофическая классификация водоемов, сформулированы понятия и предложены методы количественной оценки процессов эвтрофирования и самоочистительной способности водоемов и водотоков. В рамках балансового подхода накоплен громадный эмпирический материал о закономерностях функционирования отдельных видовых популяций, видов и групп организмов.

Безусловно, балансовый подход до сих пор составляет необходимую основу изучения трофодинамики экологических систем. Тем не менее в своем классическом варианте наиболее бурно развивавшимся в 60-70 годы прошлого века он имеет ряд ограничений. Первое из них сводится к недостаточному вниманию к структурной организации экологических систем и механизмам, управляющим структурой пищевых цепей и потоков в водоемах: к влиянию хищников на популяции жертв, конкуренции между популяциями организмов, занимающих сходные экологические ниши, пространственным перемещениям организмов и т.д. Изучение этих вопросов уделяется значительное внимание в рамках общей экологии, но ее достижения сравнительно слабо использовались в рамках классического балансового подхода. Однако, как показывает, например, опыт изуче-

ния реакции экосистем на вселение чужеродных видов, включение даже одного нового вида в трофическую сеть водной экосистемы может многократно изменить уровень ее первичной продукции или рыбопродуктивность [4].

Трофические цепи и потоки энергии в экосистеме имеют достаточно сложную структуру. Например, долгие годы основные усилия исследователей были направлены на изучение пастьбищной пищевой цепи многоклеточных организмов. Между тем в последние годы показано, что сообщество одноклеточных организмы, так называемая микробиальная петля или микробиальная трофическая сеть, в которое входят фитопланктон, бактериопланктон, нанофлагелляты и инфузории, во многих случаях имеет ведущее значение в трофодинамике водоемов [3].

Другим существенным ограничением стало недостаточное внимание исследователей к динамической изменчивости экосистем. В рамках балансового подхода до сих пор основные усилия направлены на выяснении средних величин потоков энергии и характеристик круговорота веществ в экосистемах. Закономерности сезонной и межгодовой динамики этих характеристик, вызываемой, например, климатическими изменениями, в подавляющем большинстве случаев не рассматривается. Между тем размах их флуктуаций в ряде случаев может быть очень значительным. Так недавно было показано, что концентрация фосфора и хлорофилла в эпилимнионе глубоководных итальянских озер в летнее время и, следовательно, величина их первичной продукции может значительно различаться в зависимости от силы и направления ветра зимой [34]. Еще более значительно может различаться в разные годы первичная продукция мелководных гиперсоленных озер, что, в конечном счете, также связано с метеорологическими факторами [20].

В результате этих ограничений точность прогноза, который можно сделать в рамках классического балансового подхода, экосистемы вызывают изменения в другом компоненте не непосредственно, а через изменения некоторого промежуточного компонен-

та или компонентов, с которыми первые два связаны прямыми взаимодействиями. Непрямые взаимодействия можно разделить на линейные и нелинейные. К линейным будут относиться взаимодействия в пределах одной пищевой цепи. Очевидно, что и балансовый подход и теория динамики пищевых цепей в основном связаны с изучение линейных непрямых взаимодействий.

Помимо непрямых линейных взаимодействий в экосистемах, также многочисленны непрямые нелинейные взаимодействия, когда изменения в одной из трофических цепей приводят к изменениям в другой трофической цепи. Классическим примером описания такого рода взаимодействий может служить концепция «ключевого» хищника (key-stone predator) [31]. Первоначально описанный для сообществ каменистой морской литорали, эффект ключевого хищника играет важную роль в поддержании структуры потоков энергии в сообществах и экосистемах континентальных водоемов. Он состоит в подавляющем воздействии хищника на вид жертв, который имеет конкурентное преимущество перед другими видами в сообществе. В результате, ключевой хищник тормозит процесс конкурентного вытеснения и позволяет нескольким видам занимать близкие экологические ниши. Снижение пресса ключевого хищника приводит к вытеснению слабых в конкурентном отношении видов организмов. Если ключевой хищник относится к верхним трофическим уровням пищевой пирамиды, то его исчезновение из состава сообщества может привести к коллапсу целых пищевых цепей, упрощению структуры пищевых связей и снижению биоразнообразия сообществ [31]. Ключевые хищники, а точнее ключевые потребители, поскольку в их роли могут выступать и нехищные животные (например, виды зоопланктона или зообентоса по отношению к водорослям), являются важным фактором, поддерживающим высокое биоразнообразие сообществ.

В качестве иллюстрации значения ключевого хищника можно привести результаты исследований на оз. Митчел (США). Как было показано в работе [24], в пелагическом

сообществе этого озера существуют две почти не связанные прямыми взаимодействиями пищевые цепи. Первая цепь ведет от блока мелких пищевых частиц (детрита, бактерий, водорослей) к дафнии и затем к рыбе (радужной форели). Вторая – от того же блока к коловраткам и мелким кладоцерам (диафазоме и босмине) далее к мелкому беспозвоночному хищнику (*Mesocyclops*) и затем к рыбе. С помощью изолятов было показано, что дафнии успешно конкурировали с мелкими кладоцерами и коловратками за съедобные виды зоопланктона. При этом рыбы более эффективно потребляли более крупных конкурентов – дафний. В результате, при низком прессе рыб (ключевого хищника) основной поток энергии двигался от водорослей и бактерий к рыбе через популяцию дафний. При увеличении плотности популяции рыб плотность дафний быстро уменьшалась, что приводило к увеличению биомассы съедобных видов водорослей с последующим возрастанием численности популяций коловраток и мелких кладоцер и далее популяции циклопов, которые в свою очередь потреблялись рыбой. Таким образом, при низкой численности рыб в озере доминировала трехзвенная пищевая цепь, а при высокой четырехзвенная с промежуточным хищником – циклопом. Манипуляция численностью рыб приводило к «переключению» потока энергии и одной трофической цепи на другую. Биомасса водорослей при четырехзвенной пищевой цепи была выше, так как мелкие кладоцеры и коловратки являются не столь эффективными фильтраторами, как дафния. Однако эффективность передачи энергии от водорослей к рыбе была значительно ниже, прежде всего из-за появления дополнительно звена беспозвоночных хищников, на котором, как и на любом другом звене, часть энергии рассеивалась на процессы обмена веществ. Очевидно, что в условиях недостатка пищи (энергии) высокая плотность популяции рыб не могла бы поддерживаться длительное время естественным путем и через некоторое время вернулась бы в исходное состояние. То же самое произошло бы и при низкой численности рыб в водоеме, когда благодаря высокой эффектив-

ности передачи энергии трехзвенной трофической цепью и, следовательно, хорошим пищевым условиям для рыб, их численность в водоеме должна возрасти. Очевидно, что точка равновесия будет в значительной степени определяться условиями развития фитопланктона, важнейшим из которых является количество биогенов в трофогенном слое воды. Время, которое требуется для достижения точки равновесия, зависит от времени генерации ключевого хищника, в данном случае рыб.

Для того, чтобы экосистема перешла к другому равновесному состоянию с конфигурацией пищевых цепей и потоком энергии отличным от исходного требуются воздействие дополнительных механизмов, которые бы стабилизировали это новое состояние. Один из них, перенос фосфора из эпилимниона в гиполимниона в ходе вертикальных миграций крупного зоопланктона [45], уже упоминался выше. Если озеро достаточно глубокое, хорошо стратифицировано и в нем обитают крупные виды зоопланктона, совершающие вертикальные миграции, то уменьшение пресса рыб планктофагов вызовет увеличение численности этих видов зоопланктона, что в свою очередь приведет к уменьшению фосфора в эпилимнионе, где располагается трофогенный слой озера.

Другой механизм стабилизации «нисходящего» (top-down) эффекта описан для мелководных озер. У таких озер имеется два стабильных состояния. Первое из них отличает высокая концентрация фитопланктона (или другой взвеси), низкая прозрачность (высокая мутность) воды и из-за этого слабое развитие донной растительности. Напротив, второе устойчивое состояние отличает высокая прозрачность воды, высокая плотность донной растительности (например, макрофитов) и относительно слабое развитие фитопланктона [35, 36]. К механизмам, обеспечивающим устойчивость второго состояния, относится накопление биогенных веществ в биомассе донной растительности и, следовательно, уменьшение их количества в толще воды, уменьшение ресуспензии донных осадков, приводящей к уменьшению прозрачнос-

ти воды, а также выделение макрофитами аллелопатических веществ, ингибирующих развитие фитопланктона [43]. К основным факторам, лимитирующими развитие донной растительности, относятся световые условия в придонных слоях воды, поэтому, если прозрачность воды в мелководном водоеме по каким-либо причинам повышается, водоем может перейти из устойчивого состояния с низкой прозрачностью воды в состояние с высокой прозрачностью воды. Причиной такого перехода может быть, например, увеличение количества фильтраторов в водомое, произошедшей в результате гибели (изъятия) рыб планктофагов или проникновение в водоем вида-вселенца, способного к эффективной фильтрации воды, например дрейссены. Чем больше внешняя биогенная нагрузка на водоем, тем более маловероятен этот переход [35]. Тем не менее возможность такого перехода экспериментально продемонстрирована даже для гиперэвтрофных водоемов [30].

Важно подчеркнуть, что в мелководных водоемах в случае устойчивого состояния с низкой прозрачностью воды основной поток энергии направляется через планктонную пищевую цепь, а в случае устойчивого состояния с высокой прозрачностью воды – через донную. Таким образом, благодаря непрямым биотическим взаимодействиям в мелководных водоемах, так же как и в глубоководных, возможно «переключение» потока энергии с одной трофической цепи на другую.

Динамическая изменчивость трофодинамики экосистем водоемов. Роль климатических факторов

Динамическая изменчивость относится к характерным особенностям экологических систем, хотя многие гидробиологии до сих пор склонны относить ее к категории случайных изменений. Климатические факторы являются к важнейшей (хотя и не единственной) группой причин, вызывающих такую изменчивость. Во многих случаях их действие оказывает непосредственное воздействие на трофодинамику экологических систем.

Воздействие климатических факторов на структуру пищевых цепей и поток энергии в

экосистемах может иметь разную продолжительность, а также циклический и нециклический характер. Примером циклических кратко периодичных изменений в трофических цепях водоемов может служить сезонная сукцессия планктона в озерах, вызванная циклическими изменениями погодных условий. Благодаря маленьким размерам и, как результат, высокой скорости роста численности популяции у организмов планктона, сукцессионные изменения, которые в наземных экосистемах занимают десятки, а иногда и сотни лет, в планктонных сообщества происходят заново каждый год [42]. В ходе сезонной сукцессии наблюдается закономерная динамика пищевых цепей, проявляющаяся в закономерной смене весеннего планктона с преобладанием мелких продуцентов и консументов с высокой скоростью оборота биомассы (мелких быстро растущих видов водорослей, инфузорий и коловраток) на летний планктон с преобладанием крупных организмов (крупных и колониальных видов водорослей и раккового зоопланктона) [41]. Трофодинамическим следствием этой сукцессии является переход от весеннего сообщества с двумя трофическими уровнями к летнему сообществу с тремя уровнями [42], а также от высокой весенней продуктивности (весенняя вспышка фитопланктона) к более низкой летней.

Межгодовая динамика пищевых цепей также может вызываться климатическими флуктуациями. Например, для крупных глубоководных водоемов Италии показано, что содержание фосфора и концентрация хлорофилла в эпилимнионе летом зависит от силы ветра в зимнее время, которые определяет глубину перемешивания воды в период зимней гомотермии [34]. В целом продолжительность ледяного покрова, время наступления и интенсивность перемешивания воды оказывает очень значительный эффект на формирование и интенсивность весеннего цветения водоемов, ход сезонной сукцессии и, как ясно из предыдущего примера, продуктивность водоема летом. Поэтому погодные условия в зимнее и весеннеевремя имеют первостепенное значение для динамики пище-

вых цепей и продуктивности водоемов [42]. Важно отметить, что наблюдаемая в последнее время тенденция к потеплению климата в первую очередь касается погодных условий в зимнее время [33, 42].

Погодные условия могут вызвать динамику пищевых цепей и в мелководных водоемах. Например, изучение мелководного гиперсоленного оз. Тобечикского (восточный Крым) показало, что жаркие безветренные весна и лето привели к значительному повышению солености воды в озере и массовому развитие в нем планкtonного фильтратора *Artemia salina*, что в свою очередь вызвало увеличение прозрачности воды и массовое развитие нитчатых водорослей на дне озера [20]. Их первичная продукция которых заметно превысила продукцию фитопланктона. Это, в свою очередь, повлекло за собой массовое развитие зообентоса. Таким образом, изменения погодных условий вызвали переход мелководного озера из одного равновесного состояния в другое.

Приведенные примеры показывают, что если изменения затрагивают в первую очередь сообщества продуцентов, то их продолжительность зависит от продолжительности климатических изменений. Если же климатические колебания в первую очередь влияют на популяции животных верхних трофических уровней с длительным циклом развития, то изменения в трофодинамике водоемов становятся более длительными. Например, исчезновение в результате зимнего замора хищного большерогого окуня из оз. Винтегрин (США) в 1978 г. привело к продолжительному доминированию мелких рыб планктофагов и снижению плотности крупного зоопланктона и эвтрофированию озера. Только после реинтродукции этого хищника в водоем в 1986 г. произошли образные изменения и качество воды в озере улучшилось [29].

Долго периодичные колебания климата и вызываемые ими гидрологические изменения также могут оказывать значительное влияние на сообщества организмов и функционирование экосистем водоемов. Так, исследования донных сообществ эстуария р. Невы показали, что долгосрочные (около двух де-

сятков лет) колебания стока Невы в XX столетии оказывали значительное влияние на состав и количественное развитие зообентоса верхней пресноводной части эстуария (Невской губы): биомасса донных животных в периоды высокого стока в придельтовой части губы была более чем на порядок выше, чем в периоды низкого стока реки [7]. В отличие от верхней части эстуария состав и количественное развитие зообентоса в нижней части эстуария р. Невы зависит от периодических заток придонных бескислородных вод из глубоководных впадин Финского залива и центральной части Балтийского моря. Эти затоки периодически уничтожают зообентос на значительных участках дна западной части эстуария [27]. Частота заток глубоководных бескислородных вод из центральной Балтики в свою очередь зависят от частоты заток соленых вод Северного моря в Балтийское, которая определяется фазой климата. С середины 1970-х гг. до середины 1990-х гг., когда наблюдалась фаза интенсивной зональной циркуляции атмосферы, проявляющейся в увеличении циклонической активности и увеличении стока рек, затоки были сначала редки, а с середины 1980-х гг. по 1995 г. вообще отсутствовали, что позволило донным сообществам достичь высоких количественных показателей [28]. С середины 1990-х гг. наступила фаза пониженной атмосферной циркуляции, количество осадков и сток рек уменьшились, и в результате в 1996 и 2003 гг. произошли мощные затоки североморских вод в Балтику и в дальнейшем «выдавливание» глубоководных бескислородных вод в мелководные участки моря, в том числе восточную часть Финского залива. Помимо уничтожения зообентоса эти затоки способствуют увеличению внутренней био-

генной нагрузки в Финском заливе и, по-видимому, в значительной степени ответственны за возрастание первичной продукции и удлинение периода цветение цианобактерий в эстуарии р. Невы в 2000 г. [5]. Очевидно, что природоохранные меры в эстуарии, такие как строительство новых и модернизация уже построенных очистных сооружений, должны проводиться с учетом динамики экосистемы, вызванной происходящими климатическими изменениями.

И, наконец, хорошим примером влияния тысячелетних климатических флуктуаций на трофодинамику водных экосистем может служить естественное эвтрофирование Балтики в период термического оптиума голоцене 6–7 тыс. лет назад, сопровождавшееся бурным цветением сине-зеленых водорослей ее центральных районов [12]. Позже, с похолоданием климата, оно сменилось периодом олиготрофизации, бурное цветение сине-зеленых прекратилось и практически не наблюдалось вплоть до современного периода.

Подводя итог, следует подчеркнуть, что дальнейший прогресс в познании закономерностей трофодинамики экосистем водоемов требует более внимательного отношения к динамической изменчивости экологических систем, динамики пищевых цепей и ее определяющих факторов. Без более глубокого изучения механизмов, лежащих в основе динамической изменчивости экологических систем, невозможно существенно повысить точность экологических прогнозов и разработать действенные меры по преодолению негативных для человека тенденций в их поведении. Знания закономерностей динамики экологических систем должны лежать в основе специалистов их восстановления и адаптивного управления.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука, 2000.
2. Алимов А.Ф., Бульон В.В., Голубков С.М., Крылов П.И., Руденко Г.П. Влияние рыб на структуру и функционирование экосистем озер-рыбопитомников // Биотические взаимоотношения в экосистеме озер-рыбопитомников. СПб.: Гидрометеоиздат, 1993.
3. Бульон В.В. Структура и функция микробиальной «петли» в планктоне озерных экосистем // Биол. внутр. вод. 2002. № 2.

4. Голубков С.М. Влияние чужеродных видов на функционирование водных экосистем // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Научный мир, 2004.
5. Голубков С.М., Никулина В.Н., Голубков М.С., Губелит Ю.И., Умнова Л.П. Динамика процесса эвтрофирования эстуария р. Невы в последние десятилетия // Материалы конф. «Акватерра-2005». СПб., 2005.
6. Карамаев А.Ю., Бурлакова Л.Е. Роль дрейсены в озерной экосистеме // Экология. 1995. Т. 26, № 3.
7. Максимов А.А. Многолетние изменения макрозообентоса Невской губы // Биол. внутр. вод. 2004. № 3.
8. Остапеня А.П. Нарочанские озера: проблемы и прогнозы // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Минск: Бел. ун-т, 2000.
9. Холинг К.С. Экологические системы. Адаптивная оценка и управление. М.: Мир, 1981.
10. Bendorf J. Food web manipulation without nutrient control: A useful strategy in lake restoration? // Schweiz. Z. Hydrol. 1987. Vol. 49, № 2.
11. Bendorf J. Possibilities and limits for controlling eutrophication by biomanipulation // Intern. Rev. Ges. Hydrobiol. 1995. Vol. 80, № 4.
12. Bianchi T.S., Engelhaupt E., Westman P. et al. Cyanobacterial blooms in the Baltic Sea: Natural or human-induced? // Limnol. Oceanogr. 2000. Vol. 45, № 3.
13. Caraco N.F., Cole J.J., Raymond P.A. et al. Zebra mussels invasion in large, turbid river: phytoplankton response to increasing grazing // Ecology. 1997. Vol. 78, № 2.
14. Carpenter S.R. Regime shifts in lake ecosystems: pattern and variation. Oldendorf: Intern. Ecology Institute, 2003.
15. Carpenter S.R., Kitchell J.F., Hodgson J. Cascading trophic interaction and lake productivity // BioScience. 1985. Vol. 35, № 10.
16. De Bernardi R., Giussani G. Effect of mass fish mortality on zooplankton structure and dynamics in a small Italian lake (Lago di Annone) // Verh. Intern. Ver. Limnol. 1978. Vol. 20, pt. 2.
17. DeMelo R., France R., McQueen D.J. Biomanipulation: Hit or myth? // Limnol. Oceanogr. 1992. Vol. 37, № 1.
18. Fahnstiel G.L., Bridgeman T.B., Lang G.A., McCormick M.J., Nalepa T.F. Phytoplankton productivity in Siginaw Bay, Lake Huron effects of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) colonization // J. of Great Lakes Research. 1995. Vol. 21, № 4.
19. Gophen M. Biomanipulation: perspective and future development // Hydrobiologia. 1990. Vol. 200/201.
20. Golubkov M.S., Golubkov S.M., Gubelit Y.I., Litvinchuk L.F. Primary production and composition of phytoplankton assemblages in hypersaline lakes of Crimea Peninsula // Proc. Zool. Inst. Russ. Acad. Sci. 2006 (in press).
21. Hairston N.G., Smith F.E., Slobodkin L.B. Community structure, population control, and competition // Amer. Nat. 1960. Vol. 94, № 879.
22. Hakenkamp C.C., Palmer M.A. Introduced bivalves in freshwater ecosystems: the impact of Corbicula on organic matter dynamics in a sandy stream // Oecologia. 1999. Vol. 119, № 4.
23. Hendrikson L., Nyman H.G., Oscarson H.G., Stenson J.A.E. Trophic changes without nutrient loading // Hydrobiologia. 1980, Vol. 68, № 3.
24. Kerfoot W.C. Cascading effects and indirect pathways // Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities. Ynover: University Press of New England, 1987.
25. McQueen D.J., Post J.R., Mills E.L. Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystems // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1986. Vol. 43, № 8.
26. McQueen D.J., France R., Kraft C. Confounded impacts of planktivorous fish on freshwater biomanipulation // Arch. Hydrobiol. 1992. B. 125, h. 1.
27. Maximov A.A., Changes of bottom macrofauna in the eastern Gulf of Finland in 1985-2002 // Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. Ecol. 2003. Vol. 52, № 4.
28. Matthäus W., Schinke H. The influence of river runoff on deep water conditions of the Baltic Sea // Hydrobiologia. 1999. Vol. 393.
29. Mittelbach G.G., Turner A.M., Hall D.J., Rettig J.E., Osenberg C.W. Perturbation and resilience – a long-term, whole-lake study of predator extinction and reintroduction // Ecology. 1995. Vol. 76.
30. Ozimek T., Gulati R.D., van Donk E. Can macrophytes be useful in biomanipulation in lakes?

- The lakes Zwemlust example // Hydrobiologia. 1990. Vol. 200/201.
31. *Paine R.T.* Food web complexity and species diversity // Amer. Nat. 1966. Vol. 100, № 1.
 32. *Reinertsen H., Olsen J.* Effect of fish elimination on phytoplankton community of a eutrophic lake // Verh. Intern. Ver. Limnol. 1984. Vol. 22, pt. 1.
 33. *Rodionov S., Assel R.A.* Winter sensitivity in Great Lakes region: tale of two oscillations // Climatic Res. Vol. 24, № 1.
 34. *Salmaso N., Decet F., Cordella P.* Spring mixing depth affects the interannual variations in phytoplankton abundance and composition in deep lakes. A case study from Lake Garda (Northern Italy) // Verh. Intern. Ver. Limnol. 2003. Vol. 28, pt. 3.
 35. *Scheffer M.* Multiplicity of stable states in freshwater systems // Hydrobiologia.. 1990. Vol. 200/201.
 36. *Scheffer M.* Ecology of Shallow Lakes. London: Chapman & Hall, 1998.
 37. *Shapiro J.* Biomanipulation: the next phase – making it stable // Hydrobiologia. 1990. Vol. 200/201.
 38. *Shapiro J., Lamarra V., Lynch M.* Biomanipulation: an ecosystem approach to lake restoration // Proc. Symp. on Water Quality Management Through Biological Control. Gransville, Univ. of Florida, 1975.
 39. *Shapiro J., Wright D.I.* Lake restoration by biomanipulation: Round Lake, Minnesota the first two years // Freshwater Biol. 1984. Vol. 14, № 4.
 40. *Shindler D.W., Fee E.J., Ruszczynski T.* Phosphorus input and its consequences for phytoplankton standing crop and production in the Experimental Lakes Area and in similar lakes // J. Fish. Res. Board Can. 1978. Vol. 35, № 1.
 41. *Sommer U., Gliwicz Z.M., Lampert W., Duncan A.* The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters // Arch. Hydrobiol. B. 106. h. 5.
 42. *Strile D.* Food webs in lakes – seasonal dynamics and the impact of climate variability // Aquatic food webs. An ecosystem approach. Oxford: Oxford Univ. Press, 2005.
 43. *Takamura N., Kadono Y., Fukushima M., Nakagawa M., Kim B.-H.O.* Effects of aquatic macrophytes on water quality and phytoplankton communities in shallow lakes // Ecological Res. 2003. Vol.18, № 4.
 44. *Van den Brink F.W.B., Van der Veide G., Bij de Vaate A.* Ecological aspects, explosive range extention and impact of a mass invader, Corophium curvispinum Sars, 1895 (Crustacea: Amphipoda), in the Lower Phine (The Netherlands) // Oecologia. 1993. Vol. 93, № 2.
 45. *Wright D.I., Shapiro J.* Nutrient reduction by biomanipulation: An unexpected phenomenon and its possible cause // Verh. Intern. Ver. Limnol. 1984. Vol. 22, pt. 1.

TROPHIC DYNAMICS OF CONTINENTAL RESERVOIRS: FROM THE BALANCE APPROACH TO THE DYNAMIC VARIABILITY OF ECOSYSTEMS

© 2006 S.M. Golubkov
 Zoological Institute of Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg

Dynamic variability of ecosystems which in the context of trophic dynamics directions in ecology can be used for overcoming negative consequences of ecological crisis is discussed in the article. The knowledge of the dynamics laws of ecosystems should underlie their regeneration and control scenarios.