

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ ГІДРОБІОЛОГІЇ

НА ПРАВАХ РУКОПІСУ

ХАРЧЕНКО ТАРАС АНДРІЙОВИЧ

Макрозообентос та його функціональні характеристики в
прісноводних екосистемах України

03.00.18. - гідробіологія

АВТОРЕФЕРАТ

дисертації на здобуття наукового ступеню доктора
біологічних наук

Київ - 1994

110-111
Робота виконана у відділі санітарної гідробіології Інституту гідробіології Національної академії наук України.

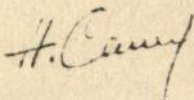
Офіційні опоненти: доктор біологічних наук,
професор Зимбалевська Л.М.,
доктор біологічних наук Поліщук В.В.,
доктор біологічних наук Каратаєв О.Ю.

Провідна установа: Одеське відділення Інституту біології південних морів ім.О.О.Ковалевського Національної академії наук України.

Захист відбудеться 15 грудня 1994 р. о 10 годині на засіданні спеціалізованої вченої ради А 016.19.01 при Інституті гідробіології НАН України за адресою: 254655, м.Київ-210, проспект Героїв Сталінграду, 12.
З дисертацією можна ознайомитись у бібліотеці Інституту гідробіології НАН України.

Автореферат розісланий "10 листопада 1994 р.

Вчений секретар
спеціалізованої
вченої ради



Н.М. Смирнова.

ЛННБ України ім.В.Стефаника



00777262 (V)

В. Стефаника
України

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ.

АКТУАЛЬНІСТЬ ПРОБЛЕМИ. Прісноводний зообентос у водоймах України характеризується значним різноманіттям, до його складу входять представники багатьох типів, класів, рядів та видів безхребетних. З функціональної точки зору цікаві найбільш масові види та форми гідробіонтів через те, що основний енергетичний потік проходить саме через них. Із макрзообентосу водних екосистем України до таких гідробіонтів в першу чергу слід віднести молюсків, черв'яків, ракоподібних та личинок деяких комах.

З функціонуванням зообентосу, до складу якого входять декілька трофічних рівнів гідробіонтів, пов'язані такі найважливіші характеристики водних екосистем, як біопродуктивність, внутрішньоводойменні процеси формування якості води, процеси самоочищення, біоаккумуляції, біоседиментації і таке інше. Вже один цей перелік показує, що безхребетні, які мешкають на дні водойм, шляхом великої кількості функціональних зв'язків впливають на основні характеристики водних екосистем в цілому. Тому, при виконанні всієї роботи, автор дотримувався думки, яку у свій час висказав Г.Г.Вінберг (1988), про те, що результати гідробіологічних досліджень повинні співставлятися з загальними процесами, які відбуваються у водоймах, що дає можливість оцінити значення вивченого явища на екосистемному рівні. Ця методологія в значній мірі дозволяє визначити мету досліджень, примушує завжди при вивченні будь-якого окремого питання приймати до уваги загальні властивості водних екосистем, в яких спостерігаються, або можуть спостерігатись досліджувані явища. Таким чином, функціональні характеристики прісноводного макрзообентосу підлягають кількісній оцінці тільки у разі вивчення круго-

обігу речовин і потоків енергії, що проходять по всій водній екосистемі як функціональній цілості, оскільки самі вони є складовою частиною цих процесів.

Дослідження, що були проведені при виконанні роботи на різних категоріях водних об'єктів, з різним ступеням впливу на них господарської діяльності суспільства (канали, зрошувальні системи, водосховища, естуарії та ін.), довели, що функціонування зооценозів макробентосу, як і загалом екосистем вивчених водойм та водотоків, підпорядковується фундаментальним концептуальним позиціям сучасної екології. До них слід віднести теорію екологічної сукцесії та енергетичний принцип оцінки трофічних зв'язків, біотичного кругообігу та біологічної продуктивності водойм, концепцію детритних та пасовищних ланцюгів живлення та інше. Тому вірне розуміння такого інтегрального показника, як функціонування водної екосистеми в цілому, або макрозообентосу як її складової частини, неможливо без використання концептуальних підходів енергетичної субсидії, консорції гідробіонтів у водних екосистемах, ектонів, що утворюються в зонах контакту.

Таким чином, функціональні характеристики макрозообентосу мають важливе теоретичне і практичне значення тому, що вони прямо пов'язані з трансформацією речовин та потоками енергії у водних екосистемах. Це і визначає актуальність даної роботи.

Мета досліджень. Установити загальні закономірності формування функціональної активності макрозообентосу як цілісного екологічного угруповання прісноводних екосистем, виявити роль макрозообентосу в балансі кругообігу речовин та потоків енергії, оцінити основне значення як функціональної

спільності і ресурсу при господарському використанні водойм.

Завдання досліджень включали:

- аналіз видового складу, багатства та структурних характеристик ценозів зообентосу різних водойм та водотоків;
- вивчення функціональних характеристик домінуючих груп безхребетних в ценозах;
- оцінку значення макрозообентосу в трансформації речовин та енергії у водоймах;
- визначення параметрів функціональної активності макрозообентосу з позицій фундаментальних положень гідроекології;
- вивчення ролі макрозообентосу в господарському використанні водних об'єктів.

На захист виносяться наступні основні положення.

Прісноводний макрозообентос є єдиним структурним і функціональним елементом водних екосистем, цілісність якого обумовлена комплексом трофічних і біотичних зв'язків, загальним потоком речовин та енергії між популяціями та угрупованнями гідробіонтів, що входять до його складу, а також взаємозв'язками з іншими компонентами біоти та абіотичними складовими водних екосистем в цілому.

Макрозообентос є одним з вузлових ланок біотичного кругообігу речовин у водних екосистемах. При його безпосередній участі реалізуються найважливіші функціональні процеси - продукція і деструкція органічних речовин, трансформація і циркуляція біогенів, седиментація і біоаккумуляція речовин, взаємодія з абіотичними складовими екосистеми та ін., що в багатьох випадках визначає загальний характер, напрямки та інтенсивність трансформації енергії та речовин у водоймах. Важлива роль макрозообентосу в механізмах функціонуван-

ня водних екосистем дозволяє розглядати його як один із ключових елементів в системі управління процесами продуктивності та формування якості води.

Наукова новизна і теоретичне значення роботи.

В роботі розвивається концепція високої функціональної активності макрозообентосу як цілісної підсистеми в екосистемних процесах водойм та водотоків. Результати досліджень істотно розширюють уявлення про структурно-функціональні показники макрозообентосу різних водних об'єктів України та є внеском в загальну теорію розвитку і функціонування водних екосистем. Визначають ту роль, яку безхребетні макробентосу відіграють в трансформації речовин та енергії у водоймах.

Вперше, на основі власних досліджень і з використанням літературних даних, отримана загальна характеристика макрозообентосу як функціональної цілісності. Використання загальноекологічних концептуальних положень стосовно прісноводного макрозообентосу, дозволило отримати принципово нові дані, щодо з'ясування механізмів продукційного потенціалу, участі в процесах самоочищення, трансформації речовин і енергії в водних екосистемах.

Вперше в практиці прісноводних гідробіологічних досліджень отримані та узагальнені багаторічні матеріали по макрозообентосу різних категорій водних об'єктів і на цій основі показано, що структурні його особливості та механізми функціонування багато в чому схожі, оскільки є відображенням цілісності вивченого угрупування гідроб'єктів як підсистеми незалежно від типу водної екосистеми.

Експериментально виявлені параметри, та розраховані єдині степенні рівняння, що апроксимують залежність між рівнем енергетичного обміну і масою тіла таких чисельних

безхребетних макробентосу як дрейсени, монодакни, губки і прісноводні поліпи, що мають виключно важливе значення у процесах формування якості води в водоймах України.

Вперше складено енергетичний баланс великої водойми екотонного типу, яку перебудовано на водосховище, виявлена роль, яку в процесах трансформації енергії відіграють безхребетні макробентосу.

Практична цінність роботи обумовлюється тим, що наведені в ній матеріали є необхідними елементами при оцінці процесів самоочищення та формування якості води, організації гідроекологічного моніторингу, розвитку прісноводної аквакультури, розробці заходів по захисту водних екосистем від забруднення та свтрофування, а також захисту гідроспоруд від біологічних перешкод у водопостачанні. На основі виконаної роботи можливо складання науково обґрунтованих прогнозів як за станом водних екосистем в цілому, так і за окремими їх компонентами і трофічними ланцюгами, зокрема по кормовій базі і пов'язаними з нею показниками рибопродуктивності, виникненню та профілактиці біоперешкод у водопостачанні, самоочисному потенціалу, а також при вирішенні практичних завдань з метою реалізації тих чи інших проектів гідробудівництва. В останньому випадку наведені в роботі матеріали мають увійти складовою частиною у гідроекоОВОС (гідроекологічна оцінка впливу на оточуюче середовище).

Перераховані вище практичні аспекти роботи знайшли свою конкретну реалізацію в гідроекологічному прогнозі при будівництві каналу Дніпро-Донбас і збудованому на ньому комплексі водоохоронних споруд, в рекомендаціях та методичних посібниках по боротьбі з обрастаннями дрейсеною, що були прийняті Держкомітетом по водним ресурсам України до широко-

масштабного впровадження на каналах та зрошувальних мережах півдня країни, при розробці проекту будівництва другої черги Дунай-Дністровської зрошувальної системи та пов'язаню з цим гідротехнічною реконструкцією Сасикського водосховища, при підготовці "Схеми комплексного використання придунайських водойм", в "Схемі обводнення та зрошення півдня Молдови", а також увійшли складовою частиною в "Національну доповідь України по стану навколишнього природного середовища басейну ріки Дунай", яку було передано в 1993 році міжнародній координаційній раді при ЄС, як основу для участі України в Міжнародній екологічній програмі по басейну Дунаю. Окремо підготовлено матеріал по прогностичній оцінці біоперешкод у вододопостачанні, що пов'язані з масовим розвитком різних груп гідробіонтів, який увійшов складовою частиною до нормативних документів по гідроекобос України, що готуються теперішнім часом. Технологія усунення обростань дрейсоною в напорних трубопроводах зрошувальних систем захищена авторським свідоцтвом, за цими матеріалами була підготовлена експозиція, яка виставлялась на ВДНГ України і була відмічена дипломом.

Апробація роботи.

Основні результати роботи доповідались на Всесоюзній нараді по санітарній гідробіології (Москва, 1975); на III, IV, V та VI з'їздах Всесоюзного гідробіологічного товариства (Рига, 1976; Київ, 1981; Тольятті, 1986; Мурманськ, 1991); на VI, VII і VIII Всесоюзних нарадах по вивченню молдських (Ленінград, 1979, 1983, 1987); на IV, V и VI республіканських конференціях молодих учених України (Київ, 1976, 1982, 1988); на V і VI Всесоюзних лімнологічних нарадах (Листвене на Байкалі, 1981, 1985); на Всесоюзній конфе-

ренції "Створення натуральної кормової бази для підвищення продуктивності рибництва" (Москва, 1984); на III республіканській нараді по біоценології (Львів, 1984); на республіканській нараді "Досягнення науково-технічного прогресу в проектах меліоративного будівництва (Київ, 1986); на V конференції Українського філіалу ВГЕТ (Одеса, 1987); на 26, 28 и 29 Міжнародній конференціях лімнологів придунайських країн (Пассау, 1987; Варна, 1990; Київ, 1991); на Міжнародному семінарі ЮНЕСКО "Теоретичні проблеми концепції екотонів" (Шопрон, 1988); на Всесоюзній нараді по проблемі кадастру та обліку тваринного світу (Уфа, 1989); на II з'їзді гідробіологів Молдови (Кишинів, 1991); на Міжнародному симпозиумі по біопродуктивності озерних екосистем (Констанц, 1992); на I з'їзді Гідроекологічного товариства України (Київ, 1993).

Публікації. По темі дисертації опубліковано 73 роботи, в тому числі колективні монографії: "Гидробиология каналов Украинской ССР" (Київ, 1990), "Биопродуктивность и качество воды Сасикского водохранилища в условиях его опреснения" (Київ, 1990), "Гидроэкология украинского участка Дуная и сопредельных водоемов" (Київ, 1993).

Об'єм роботи. Дисертація складається з вступу, п'яти глав, висновків, закінчення, списку літератури та Додатку. Робота виконана на 280 сторінках машинописного тексту, ілюстрована 38 таблицями та 41 малюнком. Список літератури налічує 353 найменування, з яких 75 - зарубіжних авторів. Загальний об'єм рукопису складає 376 сторінок.

ЗМІСТ РОБОТИ.

ГЛАВА 1. МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ.

В основу дисертації покладені матеріали багаторічних

польових та експериментальних досліджень, виконаних автором за період з 1974 по 1991 рр. в Інституті гідробіології НАН України. Було досліджено макрозообентос слідуючих водойм та водотоків: каналу Сіверський Донець-Донбас, Північно-Кримського каналу, каналу Дніпро-Донбас, Каховської, Херсонської, Татарбунарської, Явкінської та Дунай-Дністровської зрошувальних систем, Сасикського та Ладжинського водосховищ, придунайських озер-лиманів - Ялуг, Кугурлуй, Катлабух, Китай, Сафьян, водойм та водотоків Кілійської дельти Дунаю, Дунаю в межах України та деяких інших водних об'єктів. В роботу увійшли також матеріали, які були отримані в ході проведення I Міжнародної гідроекологічної експедиції по Дунаю (березень, 1988 р.) та українсько-болгарських експедицій на цій річці (серпень-вересень, 1989 та 1990 рр.). Велику увагу було приділено практичній стороні питання, що пов'язане з розвитком біоперешкод у водопостачанні. З цією метою досліджені різні гідроспоруди закритого типу - трубопроводи, водоводи, джери, системи технічного водопостачання конкретних підприємств. Проведена серія лабораторних дослідів, в яких вивчався вплив розчинів хімічних добрив на дрейсену. За результатами виконаних робіт була проведена дослідно-промислова перевірка засобів боротьби з обростанням молюсками на Херсонській, Татарбунарській та Явкінській зрошувальних системах, що дало можливість рекомендувати розроблений засіб ліквідації обростань дрейсеною для впровадження на всіх зрошувальних системах півдня України. Основний масив даних отримано під час роботи польових стаціонарів на каналі Дніпро-Донбас та Сасикському водосховищі, що дозволило в подальшому зробити узагальнюючі висновки про функціональну активність макрозообентосу. Достатньо докладно досліджені та-

кож структурно-функціональні характеристики бентосних ценозів каналів, Дунаю в межах України та його Кілійської дельти. В цілому треба зазначити, що зміст дисертації складають матеріали, що були отримані при дослідженні прісних водойм та водотоків, які істотно відрізняються за рівнями продуктивності, морфометричними характеристикам, гідрологічним режимом, якістю води та ступенем антропогенного впливу. Це дозволяє вважати, що співставлення, результати та висновки данної роботи дають всебічну і узагальнюючу характеристику прісноводного макробоентосу як функціонально активної підсистеми.

При виконанні роботи в більшості випадків були використані достатньо добре відомі методи та загальноприйняті методики відбору та обробки гідробіологічних проб. Деякі з них розроблені і впроваджені в практику гідробіологічних досліджень автором (Харченко та ін., 1984; 1988).

При відборі проб використовувались дночерпачі різних конструкцій - Петерсена, штанговий типу Екмана, секційний - СДЧ-100, обважнючий - ГР-86, мікробентометр МБ-ТС; батометри Рутнера та Молчанова - для відбору планктонних личинок дрейсени; драга, різні типи скребоків, рамок та інше. Активно використовувався також водолазний метод із застосуванням аквалангу. Як правило, автор сам здійснював занурювання та відбір проб, пробувши за час досліджень більше 20 годин під водою.

Всього в ході виконання досліджень відібрано та оброблено більш ніж 2000 проб макробоентосу, в тому числі біля 900 проб дрейсени з різних популяцій річок, озер, каналів, водосховищ, трубопроводів і таке інше, для аналізу розмірної структури і прогнозу розвитку біоперешкод від обростань.

Відібрано також 500 проб планктону на вміст велигерів дрейсени для наступної оцінки і визначення періодів та терміну масового розмноження молюсків. Виконано 455 серій експериментів по вивченню швидкості споживання кисню гідробіонтами, а також 268 вимірювань швидкості первинної продукції та деструкції органічних речовин в планктоні та бентосі. Проведена серія експериментальних робіт по впливу розчинів мінеральних добрив на дрейсену, в яких було використано більш ніж 15 тис. молюсків. Безпосередньо методом прямих експериментальних спостережень вивчені швидкість росту та продукція дрейсени. В цих дослідах було залучено біля 10 тис. молюсків. Виконано також 5 серій експериментів на фізичних моделях водотоків по вивченню деструкції органічних речовин в присутності дрейсени, в яких в загальній кількості було використано до 30 тис. молюсків. При дослідженні травлення монодаки проведено 7 серій експериментів по 10 дослідів в кожній, в них було використано 105 особин молюсків. Досліджено також більш ніж 3000 особин дрейсен, монодаки, перловниць та жабурниць по вивченню вмісту в них важких металів.

Для відбору матеріалу на різні водні об'єкти України організовано 76 експедицій, більша частина з яких була комплексними, це дозволило проводити дослідження екосистем в цілому, а не за окремими складовими. Сім із проведених експедицій було здійснено з використанням експедиційного флоту ІГБ НАН України, одна - на арендованому кораблі Дунайського пароплавства. Три з проведених на кораблях експедицій були міжнародними - одна по всьому судноплавному руслу Дунаю, дві - на нижній частині ріки в межах Болгарії, Румунії та України.

ГЛАВА 2. ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА МАКРОЗООБЕНТОСУ ДОСЛІДЖЕНИХ ВОДНИХ ЕКОСИСТЕМ.

Видовий склад макрозообентосу, його чисельні та якісні показники, структурні характеристики багато в чому різняться у досліджених водоймах та водотоках, залежать від великої кількості факторів природного та антропогенного походження. Проте є і загальні закономірності, на яких слід зупинитися. В першу чергу ці закономірності пов'язані з функціональними показниками підсистеми макрозообентосу, а ті, в свою чергу, залежать від домінуючих видів, груп і форм гідробіонтів, перелік яких обмежений і, як правило, повторюється для різних вивчених ценозів водних екосистем.

Структурні показники. В даній роботі під структурними показниками розуміються деякі кількісні характеристики ценозів, які необхідні для оцінки тієї ролі, яку відіграють безхребетні макробентосу у водоймах, тобто для оцінки біопродуктивності, участі в процесах формування якості води, використання у вигляді кормових ресурсів і таке інше. Тому такі показники структури, як правило, стосуються видового складу з виділенням домінуючих груп та видів, оцінки зустрічальності та різноманіття, конкретних значень чисельності та біомаси; в деяких випадках розмірних і вікових характеристик окремих домінуючих популяцій.

Видовий склад макрозообентосу вивчених водних екосистем відрізняється достатньою різноманітністю, проте домінують, як правило, одні і ті ж групи безхребетних: черв'яки, двостулкові молюски, амфіподи і личинки хірономід. Всього за період спостережень в складі макрозообентосу було зафіксовано 28 груп гідробіонтів (табл. 1), до них входять губки, гідроїдні поліпи, моховатки, черв'яки плоскі, круглі,

багатощетинкові і малощетинкові, молюски, різні ракоподібні, водяні кліщі, клопи та личинки комах. Загальний склад макрозообентосу налічує 352 види та форми гідробіонтів.

Таблиця 1. Прісноводний макрозообентос досліджених водойм та водотоків України.

N п/п	Групи безхребетних	Кількість видів	N п/п	Групи безхребетних	Кількість видів
1	Porifera	1	15	Cumacea	6
2	Coelenterata	3	16	Acari	3
3	Turbellaria	2	17	Ceratopogonidae	1
4	Nematoda sp.		18	Chironomidae	83
5	Oligochaeta	50	19	Odonata	13
6	Polychaeta	5	20	Ephemeroptera	18
7	Hirudinea	16	21	Trichoptera	19
8	Bryozoa	3	22	Hemiptera	3
9	Camptozoa	1	23	Megaloptera	1
10	Ostracoda sp.		24	Coleoptera	4
11	Isopoda	3	25	Diptera	2
12	Gammaridae	14	26	Lepidoptera	3
13	Corophiidae	7	27	Gastropoda	40
14	Mysidacea	6	28	Bivalvia	26

До складу макрозообентосу Північно-Ермиського каналу входять 24 види олигохет, 3 види молюсків, 4 - гаммарид, 2 - кумових ракоподібних, 6 - личинок волохокрильців, 46 видів та форм личинок хірономід та інші. У бентосі каналу постійно домінували личинки хірономід *Polypedium breviantennatum*, *Tanytarsus* ex gr. *manicus*, *Cricotopus* ex gr. *silvestris*, *C.*

alsarum та інші, олігохети - *Limnodrilus hoffmeisteri*, *L. claredeanum*, *Tubifex tubifex*, личинки волохокрильців - *Hydropsyche anæustipennis*. Серед молярсків переважали *Dreissena polymorpha* та *D. bugensis*, які домінували за біомасою (97,0-99,7% загальної біомаси макрзообентосу). Середня чисельність безхребетних макрбентосу досягала 10-12 тис. екз./м², біомаса - 3-5 кг/м².

Макрбентос каналу Дніпро-Донбас був представлений 162 видами та формами безхребетних, велике видове різноманіття було характерне для личинок хірономід - 40 видів, олігохет - 25 видів, молярсків - 39 (двостулкових - 14, черевонігих - 25), личинок одноденок - 11, личинок волохокрильців - 11, амфіпод - 7; низід - 3, кумових ракоподібних - 3, поліхет - 2 та інші. Середні показники чисельності макрзообентосу становили 18-20 тис. екз./м², біомаси - 6-8 кг/м².

В складі макрбентосу Сасикського водосховища виявлено 126 видів та форм безхребетних. Домінуючими групами по чисельності, біомасі та зустрічальності в бентосі водосховища є двостулкові молярски, серед яких переважає *D. polymorpha* та представники роду *Hydris*, олігохети при домінуванні *L. hoffmeisteri*, личинки хірономід, серед яких масовими є *Chironomus plumosus*, *Procladius ferrugineus*, *Polypedilum bicrenatum*. Середні показники чисельності макрзообентосу досягають величин 18-20 тис. екз./м², біомаси - 0,1-0,2 кг/м².

В бентосі Ладизинського водосховища знайдено більш ніж 40 видів безхребетних; серед них домінують личинки хірономід (20 видів), найбільш звичайними є - *Cricotopus* ex. sp. *silvestris*, *Limnochironomus* ex. sp. *nervosus*, *Polypedilum* ex. sp. *pubesculosum*, відмічено також 7 видів п'явок, 5 видів

двостулкових молюсків, 2 види одноденок та інші. За зустрічаємостю домінують личинки хірономід, на другому місці - олігохети, на третьому - дрейсена. За чисельністю та біомасою дрейсена в водосховищі - безумовний доміант серед усіх знайдених представників макрозообентосу (69,9 тис. екз./м², 21,8 кг/м²).

Макрозообентос Дунаю в межах України представлений олігохетами, поліхетами, молюсками, ракоподібними, личинками комах та іншими безхребетними. Домінують п'ять груп: олігохети, поліхети, амфіподи, личинки хірономід та молюски. Всього в річці знайдено 87 представників макрозообентосу, їх середня біомаса сягала 325,3 г/м², чисельність 70-80 тис. екз./м². Кількісні показники розвитку макрозообентосу в річці суттєво більші ніж у Кілійській дельті Дунаю. Порівняльний аналіз за трирічний період досліджень середніх величин розвитку макрозообентосу в різних рукавах дельти показує, що максимальні значення багатства безхребетних спостерігаються в Потаповому рукаві (чисельність 8,9 тис. екз./м², біомаса - 19,0 г/м²), мінімальні - в рукаві - Прорва (чисельність - 1,2 тис. екз./м², біомаса 2 г/м²). В середньому чисельність організмів макрозообентосу в дельті складає 4,2 тис. екз./м², біомаса 9,4 г/м², що нижче показників чисельності в прибережній частині річної ділянки в 10 разів, руслової - в 41 раз, по біомасі - в 9 та 33 разів відповідно. Отримані дані - небезпечне свідчення несприятливої ситуації, що склалася останнім часом в бентосі дельти Дунаю. З загальноекологічних позицій, а також виходячи з концептуальних положень функціонування екотонних екосистем, до яких слід віднести і дельтову зону Дунаю, можна було б очікувати протилежного результату. Саме в екоток-

них зонах багатство видів та їх представленість, як правило, вищі, ніж в екосистемах, що їх складають. В данному випадку в дельті, в порівнянні з основним руслом ріки, спостерігається значне зниження чисельності та біомаси представників макрозообентосу і основна причина цього - несприятливі еколого-токсикологічні обставини, що склалися в останні десятиріччя, негативні наслідки цих обставин в першу чергу відбиваються на структурних показниках підсистеми бентосу.

Макрозообентос лиманів та поймених водойм пониззя Дунаю зараз представлений двома домінуючими групами безхребетних - олігохетами та личинками хірономід. В порівнянні з даними, які були отримані раніше Ю.М.Марковським (1955) та Г.О. Оліварі (1961), наші матеріали показують, що біопродукційний потенціал озер проявляє тенденцію до зниження. Деякі каспійські види, які раніше визначали багатство макрозообентосу озер, зараз, якщо не повністю зникли, то знаходяться у пригніченому стані. В таких озерах як Кагул і Катлабух спостерігається зниження чисельності молюсків, практично зовсім відсутня *Monodacna pontica*, яка раніше домінувала по чисельності та біомасі, складала основу найбільш продуктивних донних ценозів. Тільки в Ялпузі зустрічається монодакна кольорова, однак не виявлено живородок, яких раніше було багато в цій водоймі. В озерах Китай та Саф'ян макрозообентос знаходиться в найбільш пригніченому стані, з донних безхребетних тут домінують види-індикатори підвищеної сапробності: хірономіди *Chironomus plumosus* та олігохети *Tubifex tubifex*.

Загалом, крім олігохет та личинок хірономід, в складі макрозообентосу озер зустрічаються, гаммариди, молюски, корофіди, нізиди, кумові ракоподібні та деякі інші безхре-

бетні. Домінує по біомасі, а в окремі роки досліджень і по чисельності, дрейсена, яка витискає з багатьох ценозів монодакту. Дані по макрозообентосу свідчать що, екосистеми досліджених озер деградують і, якщо не припинити цей процес, ці водойми екотонного типу, які раніше були багаті як кількістю видів так і відрізнялись високим біопродукційним потенціалом, перетворюються у звичайні накопичувачі стічних вод. Їх біологічний, водогосподарський та самоочисний ресурс виключиться з сфери народного господарства.

Функціональні показники. Кількість розсіяної гідробіонтами в процесі дихання енергії важливий екологічний показник, через те, що він є однією з складових частин при оцінці їх ролі в екосистемах у процесах самоочищення. В цілях об'єктивного визначення ролі масових представників макрозообентосу в процесах мінералізації органічних речовин за рахунок дихання проведено декілька серій експериментів, що були пов'язані з визначенням швидкості споживання кисню (ШСК) ними в натурних умовах. Отримані показники рівнянь ШСК для цих безхребетних представлені в табл. 2.

Для розрахунків мінералізаційної активності інших угруповань макрозообентосу були використані літературні джерела.

Отримані дані по диханню безхребетних та матеріали з літературних джерел дали можливість провести розрахунки продукційного потенціалу ценозів макрозообентосу. Ця частина роботи виконана на модельній водоймі, якою було обрано Сасикське водосховище. Продуктивність зооценозу макробентосу водосховища в цілому за рік представлена в табл.3. Оскільки дослідження проводились з квітня 1986р. по листопад 1987 р., в табл.3 представлені дані з грудня 1986 р. по листопад 1987 р., тобто за один календарний рік.

Таблиця 2. Параметри рівнянь енергетичного обміну безхребетних, які визначені експериментальним шляхом для розрахунків дихання макрозообентосу.

Безхребетні	a мг O ₂ /час	b	рік отримання результатів
1 <i>Spongilla lacustris</i> *	0.900±0.065	0.94±0.01	1986
2 <i>Cordylophora caspia</i> *	0.896±0.104	0.96±0.04	1989
3 <i>Monodasna colorata</i>	0.071±0.023	0.69±0.09	1986
4 <i>Dreissena</i> sp.			
- травень	0.093±0.01	0.06±0.05	1985
- інші місяці року	0.040±0.002	0.75±0.02	1985

* параметри рівнянь розраховані на 1г сухої маси колонії

Представлені в табл. 3 дані свідчать, що водосховище знаходиться на хірономідній стадії сукцесії, тобто характеризується підвищеними продукційними показниками. За рік в наслідок продукційних процесів макрозообентос накопичує 1408.47 кДж/м² енергії. Цей показник в 2 рази вищий в порівнянні з продукційними характеристиками Київського водосховища в перші роки його існування (Киевское водохранилище, 1972), 50% накопиченої енергії припадає на личинок хірономід. Весь макрозообентос за продуктивністю можна розмістити в ряд: Chironomidae - Mollusca - Oligochaeta - Crustacea. Дуже важливий висновок заключається в тому, що продукція м'якого бентосу складає 73% всієї продукції макрозообентосу, що є свідченням про виключно сприятливі умови формування кормової бази риб.

Представлені в табл.3 Р/В коефіцієнти в основному

співпадають з аналогічними показниками для інших водойм, які відрізняються високим біопродукційним потенціалом, вони є важливим свідомством того, що Сасикське водосховище належить до високопродуктивних водойм.

Таблиця 3. Продукція зооценозу макробентосу Сасикського водосховища (кдж/м²).

Місяці	Молюски			Личинки хірономід		Олігохети	Ракоподібні
	Unionidae	Cardiidae	Dreissenidae	мирні	хижаки		
XII-II	1.68	22.43	22.41	88.21	9.22	27.16	7.30
III-IV	1.54	17.74	15.54	41.46	35.62	15.74	1.63
V-VIII	7.59	98.22	115.01	490.22	92.42	67.79	26.55
IX-XI	1.62	27.85	26.42	32.63	56.52	57.22	8.91
Сума за рік	12.43	159.24	179.37	652.52	193.51	167.91	44.39
% від суми	0.9	11.2	12.7	46.3	13.7	11.9	3.1
F/B за рік	1.2	4.0	3.3	14.4	24.5	3.7	7.0

Макрозообентос суттєво впливає на процеси самоочищення водойм, в особливості ті групи гідробіонтів, які належать до фільтраторів та детритофагів. Загалом, продукційні та самоочисні показники водних екосистем тісно пов'язані, бо прямо залежать від інтенсивності функціонування окремих популяцій гідробіонтів. Роль безхребетних макробентосу в поліпшенні якісних характеристик води можна відобразити зна-

ченням розсіяної в процесі дихання енергії, еквівалентної деструкції органічних речовин. Такий розрахунок також зроблено на прикладі Сасикського водосховища (табл.4).

Таблиця 4. Деструкція органічних речовин макробентосом Сасикського водосховища за рахунок дихання (R, кДж/м²) домінуючих груп безхребетних.

Місяці	Молюски			Личинки хірономід		Олігохети	Ракоподібні
	Unionidae	Cardiidae	Dreissenidae	мирні	хижаки		
X.I-II	2.51	33.65	33.62	88.21	9.22	65.47	10.95
III-IV	2.31	22.61	23.29	41.46	35.62	36.66	2.44
V-VIII	11.38	138.33	172.52	490.22	92.42	157.95	39.82
IX-XI	2.42	41.77	36.62	32.63	56.52	133.32	13.36
Сума за рік	18.62	237.36	266.05	652.52	193.51	393.40	66.57
% від суми	1.0	13.0	12.7	35.7	10.6	21.5	3.6

Як і можна було очікувати, мінералізаційна активність безхребетних макробентосу водосховища розміщується по своїй значущості в ряд аналогічно їх продукційним характеристикам. При співставленні даних таблиць 3 і 4 видно, що в деструкційних процесах в порівнянні з продукційними зростає роль олігохет (21,5% проти 11,9%) і одночасно трохи знижується роль хірономід (46,3% проти 60%). Сумарно за рік енергію, що розсіюється підсистемою макрозообентосу водосховища, можна оцінити величиною $3,66 \cdot 10^{11}$ кДж.

Аналогічні розрахунки були зроблені для Дунаю в межах України, звідки наповнюється водою Сасикське водосховище. Співставлення отриманих даних свідчить, що продукція донних безхребетних в водосховищі в 45 разів вища ніж у річці.

Продукційно-деструкційні характеристики макрзообентосу каналів півдня України мають свою специфіку. В багатьох з них домінантом в бентосі є дрейсена. Дослідження, проведені на Північно-Кримському каналі, показали, що дрейсеною в цьому водотоці за рік мінералізується 787 т. органічних речовин і осаджується в донні відклади у вигляді аглютинатів більш ніж 8879 т. завислих речовин. Експериментальні роботи, виконані на фізичних моделях водотоків, показали, що деструкція органічних речовин в присутності дрейсени проходить в середньому в 1,5 разів швидше, ніж без неї. Таким чином, дрейсена в каналах виступає потужним фактором, що утворює середовище. Так, на різних ділянках каналу Дніпро-Донбас дрейсеною мінералізується від 72 до 96 % органічних речовин, що споживаються всіма донними безхребетними в процесі дихання. Співставлення даних по мінералізації органічних речовин безхребетними макробентосу в процесі дихання в каналі Сіверський Донець-Донбас, в якому масового розвитку дрейсени не спостерігається, а жабурниці та перловіниці зустрічаються тільки в початковій частині, і в головному каналі Каховської зрошувальної системи, в якому в бентосі переважає дрейсена, свідчить про те, що при великій кількості молюсків-фільтраторів роль зообентосу в процесах самоочищення зростає на 2 порядки.

Взагалі, в макрзообентосі водойм і водотоків України гідробіонти, що відносяться до фільтраторів-седиментаторів займають одне з домінуючих місць. Таким чином, біоседимен-

тація, на рівні з мінералізаційною активністю і продукційними показниками, має важливе значення в процесах самоочищення. Роботами багатьох дослідників показано, що роль цих безхребетних в процесах осадження завислих речовин вагома. При цьому двостулкові молюски задовільняють свої потреби в живленні за менший час, ніж проходить фільтрація. Тому для таких фільтраторів необхідно розрізнати два типи раціону: C_e - екологічний та C_f - фізіологічний. Перший є швидкістю надходження завислих органічних речовин у фільтраційний апарат тварини і в евтрофних водоймах України, як правило, значно перевищує фізіологічний раціон. Так, для Unionidae Сасикського водосховища співвідношення C_e/C_f складає 4,5, для Cardidae - 5,3, для дрейсени - 9,4. Для дрейсени каналу Дніпро-Донбас це співвідношення дорівнює 5,3, а у Північно-Кримському каналі, на різних його ділянках, C_e перевищує C_f в 8-11 разів.

Отримані дані дозволили розрахувати енергетичний еквівалент загальної кількості седиментованих двостулковими молюсками Сасикського водосховища завислих речовин за рік, який складає $1,28 \cdot 10^{12}$ кДж. Якщо прийняти до уваги кількість асимільованої цими безхребетними в процесі їх життєдіяльності енергії, то загальний потік енергії з біоседиментованими на дно водойм завислими речовинами складає $1,11 \cdot 10^{12}$ кДж/рік, або $5339,1$ кДж/м² рік. Ця кількість органічних речовин сумарна з значенням чистої первинної продукції планктону водосховища (більш ніж 20 %). При цьому значну частину осаджених органічних завислих речовин складає C_e цих фільтраторів. Таким чином, двостулкові молюски, здійснюючи транспорт поживних речовин із води в донні відклади, значно підвищують кормові ресурси зообентосу в

шлому.

У зв'язку з посиленням антропогенної дії на гідросферу значно підвищилась зацікавленість до з'ясування закономірностей міграції у водному середовищі важких та перекідних металів, що є високотоксичними речовинами і, на відміну від інших токсикантів, в натурних умовах не руйнуються, а тільки змінюють форму знаходження. Значна роль в процесі їх переносу з товщі води в донні відклади належить гідробіонтам, зокрема двостулковим молюскам. З метою з'ясування акумулюючої ролі цієї групи гідробіонтів по відношенню до важких металів на каналі Дніпро-Донбас була проведена серія експериментальних робіт, в яких була досліджена функціональна активність дрейсен, монодаки, перловниць та жабурниць відносно накопичення та концентрації таких металів як Fe, Mn, Zn, Cu та Cd.

Розраховані за отриманими даними коефіцієнти акумуляції важких металів цими тваринами за їх відношенням до вмісту у воді та донних відкладах свідчать, що концентрація всіх досліджених металів в черепашках молюсків значно вища. Загалом було встановлено, що на початковій 10-ти кілометровій частині каналу, де за біомасою домінує дрейсена, молюсками бентосу заклячено в кругообіг тільки в складі черепашок більш ніж 1600 кг досліджених металів, в кінцевій 10-ти кілометровій ділянці каналу, де домінують жабурниці, ця величина складає 130 кг. Більша частина накопичених металів, після відмирання молюсків, залишається в донних відкладах разом з черепашками і на тривалий час виводиться з циклу біогенної міграції.

ГЛАВА 3. РОЗВИТОК ТЕОРЕТИЧНИХ ПОЛОЖЕНЬ ГІДРОЕКОЛОГІЇ НА ОСНОВІ ФУНКЦІОНАЛЬНИХ ХАРАКТЕРИСТИК МАКРОЗООБЕНТОСУ.

Концепція екологічних консорцій.

Проведені дослідження макрозообентосу водойм України дозволили значно розширити уявлення про таке структурно-функціональне угруповання як консорція гідробіонтів. По-перше доведено, що у водному середовищі видо-детермінантом консорції може бути не тільки автотрофний, але й гетеротрофний елемент. Вивчення функціонування таких масових представників макрозообентосу, як дрейсени, губки та моховатки, дозволило констатувати, що найважливіше значення для ядра консорції має не спосіб продукування органічної речовини, а вся та багатогранна роль, що конденсує середовище, яку відіграє популяція виду-детермінанту. При цьому основне значення має здатність детермінанту до енергозабезпечення консорцій. Через те що у водоймах України у представників макрозообентосу з угруповання фільтраторів-седиментаторів C_6 значно перевищує C_4 , цей направлений з товщі води в донні відклади потік біоседиментованої органічної речовини і є тим енергетичним носієм, що забезпечує виникнення консорції в макрозообентосі. Слід звернути увагу ще й на те, що при вивченні макрозообентосу з урахуванням концептуальних консорційних підходів, при виникненні консорції значно збільшується чисельність, біомаса та видове багатство донних безхребетних. Так, в консорції дрейсени бентосу Північно-Кримського каналу зафіксовано 55 видів тварин, а поза нею тільки 33; в консорції губки бентосу каналу Дніпро-Донбас чисельність виявлених олігохет на 2 порядки вища, ніж в інших місцях.

Вивчення консорцій макрозообентосу дозволило зробити ще

один важливий теоретичний висновок: види-детермінанти близьких життєвих форм (колоніальні фільтратори-седиментатори) утворюють консорції з подібними структурно-функціональними характеристиками.

На прикладі двох каналів - Дніпро-Донбас та Сіверський Донець-Донбас доведено також, що такий детермінант консорції макробентосу як дрейсена сприяє більш швидкому розповсюдженню інших донних безхребетних на нових місцях мешкання.

Концепція детритних та пасовищних ланцюгів живлення.

В водних екосистемах пасовищні та детритні ланцюги живлення не ізольовані один відносно другого, а тісно переплітаючись, утворюють один ланцюг живлення. В цей же час, Ю. Одун (1986), узагальнюючи ряд праць, довів, що більшість природних екосистем функціонують як детритні; в них до 90% і більше накопиченої біомаси автотрофами споживається гетеротрофами тільки після того, як рослини відмирають, піддаються мікробіологічній деструкції, перетворюючись в дисперговану або розчинну органічну речовину, що надалі поступає в воду, донні відклади та ґрунт. Це теоретичне узагальнення підтвердилось при вивченні енергетичного балансу Сасикського водосховища. Було доведено, що основна маса органічної речовини, яка накопичується внаслідок фотосинтезу, споживається бактеріями в результаті деструкційних процесів, і тільки в подальшому вже бактеріальна продукція є основою всього трофічного ланцюга екосистеми водосховища.

А.Г.Остапеня (1989) та ряд інших авторів довели, що при мікробіальній деструкції органічної речовини рослинного походження у водному середовищі, вміст білкових сполук в детриті підвищується на 90-300%, тобто поживна цінність останнього значно перевищує похідний рослинний матеріал. Тому

використання концептуального підходу, що розглядається у цьому розділі, відносно вивчення функціональних характеристик макрзообентосу, дало змогу на теоретичному рівні більш поглиблено зрозуміти механізми високого біопродукційного потенціалу деяких водних екосистем. Так, наприклад, більшість крупних каналів України беруть воду з дніпровських водосховищ. Ця вода насичена синьозеленими та іншими водоростями, які при зміні умов з лімнофільних у водосховищі на реофільні у каналі поступово відмирають і розкладаються. Внаслідок цих процесів утворюється велика кількість поживного детриту, який і є енергоносієм відносно екосистем каналів.

Концепція екологічних сукцесій.

На різних етапах сукцесії екосистема характеризується різними продукційно-деструкційними показниками. Тому для правильної оцінки ролі макрзообентосу в водоймах важливо знати сукцесійні стадії, їх направленість та причини, що керують цими процесами. В залежності від того, які фактори переважають - наружної дії, або внутрішнього саморегулювання, сукцесії поділяються на алогенні та аутогенні. В деяких випадках розрізняють так звані деградаційні або гетеротрофні сукцесії. В природних екосистемах, як правило, неможливо виділити окремий тип сукцесії, бо алогенні, аутогенні та деградаційні фактори тісно перехрещуються і можливо відокремити тільки переважаання одного процесу над іншим. Теоретичні положення, що витікають із концепції екологічних сукцесій, розглянуті на прикладі екосистеми Сасикського водосховища.

Щоб дати вірне теоретичне обґрунтування високопродуктивному стану екосистеми водосховища, необхідно дослідити весь хід сукцесії з часу його утворення. Слід відмітити, що процес опріснення став для системи -солонатового лиману свого

роду екологічною катастрофою. Тільки внаслідок загибелі донної фауни було звільнено більш ніж $3,3 \cdot 10^{10}$ кДж енергії. Таким чином, на перших етапах утворення екосистеми прісноводного типу, було включено механізм гетеротрофної сукцесії і почав використовуватися накопичений у вигляді загиблих морських форм органічний ресурс. Паралельно з цим процесом нарощувались і сукцесійні зміни аутогенного типу. Домінуючими у фітопланктоні стали прісноводні синьозелені водорості, значно підвищилась продукція як фітопланктону так і мікрофітобентосу.

Доведено, що концентрація біомаси водоростей до стану більш ніж 100 г/м^3 є критичною і спостерігається в зонах нагону. Ці зони у водосховищі відіграють важливу роль в процесах самоочищення. В них відбувається перетворення надлишкової біомаси водоростей у бактеріально-детритний комплекс, який активно споживається на інших трофічних рівнях, тобто саме тут починає формуватися детритний ланцюг живлення.

Проведені на водосховищі дослідження довели, що після 10 років його експлуатації в бентосі ще й досі домінують личинки хірономід. Тобто тут спостерігається унікальне явище затримки сукцесійних процесів на ранній, більш продуктивній стадії "хірономідного ценозу". Більше того, в показниках багатства личинок хірономід спостерігається позитивна прогресуюча циклічність, коли кожен наступний спалах чисельності перевищує минулий. Причина цього явища в насиченості гідроспородами, як наслідок, екосистема водосховища багата в чому залежить від специфіки експлуатації водойми, яка є складовою частиною Дунай-Дністровської зрошувальної системи. І якщо в окремі сезони року у зв'язку з кліматичними особливостями природні екосистеми зазнають алогенного впливу па-

водків, вітрових та інших явищ, що підтримують їх в імпульсно-стабілізованому стані, то на енергетичні потоки у водосховищі чинить збуджуючу дію ще й додатковий фактор антропогенного походження - робота насосних станцій, каналів і таке інше. Тому високонпродуктивна стадія, для якої характерною особливістю є масовий розвиток хірономід може тривати досить довгий час і навіть залишитися основною для екосистеми водосховища, якщо нічого не зміниться в стратегії та практиці його господарського використання.

В ході проведених досліджень на Північно-Кримському каналі виявлено аналогічну закономірність. Робота гідротехнічних споруд та їх експлуатаційні особливості, які є зовнішніми антропогенними чинниками, руйнують напрямок розвитку екосистеми каналу відносно часу, підтримують ранній та середній сукцесійні рівні, кожен раз віддаляють клімакс.

Концепція енергетичної субсидії.

Багаторічні дослідження, проведені на каналах та інших штучних водотоках півдня країни свідчать, що тут склались виключно сприятливі умови для масового розвитку дрейсени, які обумовлені наявністю достатньої площі твердих підводних субстратів, оптимальним кисневим режимом, постійною текучістю, притоком поживних речовин, тощо. Середні показники біомаси молюсків при цьому коливаються в межах 10-15 кг/м², а чисельності - 12-18 тис.екз/м². Такі високі показники обумовлюються алогенним енергетичним субсидуванням у вигляді сестону, який використовується молюсками в процесі живлення, бо інакше наявність великих скупчень дрейсени неможливо пояснити з точки зору енергетичного балансу водойми. Цей висновок підтверджується розрахунками, що були виконані для каналу Дніпро-Донбас, як на модельному об'єкті. Виходячи з

конкретних даних по кількості сестону у воді в різні сезони року, його калорійності, та приймаючи до уваги режим експлуатації водотоку та його морфометричні показники, було розраховано величину енергетичної субсидії для екосистеми каналу на рік. Цей показник складає $4 \cdot 10^{11}$ кДж в еквіваленті енергетичних одиниць. Якщо співставити отриману цифру з кількістю, зафіксованою внаслідок фотосинтезу фітопланктоном каналу енергії ($1,6 \cdot 10^{11}$ кДж/рік), то можна констатувати, що алохтонна енергетична субсидія екосистеми каналу в 2,5 рази вища, ніж автохтонне фіксування енергії за рахунок продукційних процесів в планктоні.

Проведені розрахунки свідчать, що висока продуктивність макрозообентосу каналу в першу чергу пояснюється зовнішнім енергетичним субсидуванням у вигляді поживного сестону, що потрапляє у водоток з масою води із вододжерела. Узагальнюючи проведені в цьому напрямку дослідження, треба відмітити, що в Сасикському водосховищі величина алохтонного енергетичного субсидування складає 18,5 % загального потоку енергії, що проходить через екосистему цієї водойми. В каналі Дніпро-Донбас цей показник підвищується вже до 71,4%, а якщо розглядати закриті трубопроводи зрошувальних мереж, в яких у великій кількості розвивається дрейсена, то можна констатувати, що життя всіх безхребетних у них забезпечується внаслідок зовнішньої енергетичної субсидії, оскільки фіксація сонячної енергії за рахунок фотосинтезу тут повністю виключена.

Концепція водних екотонів.

На відміну від концептуальних положень, що описані вище і які були використані для більш поглибленого розуміння функціональної активності прісноводного макрозообентосу, те-

оретичні розробки у напрямку екотонів загальною і водних екотонів, що входять до них складовою частиною, у теперішній час знаходяться тільки на початковій стадії розробок. Тому отримання нових емпіричних даних у цьому напрямку дуже важливо, бо сприяє розвитку фундаментальної науки. З іншого боку, на думку автора, дослідження таких великих водних екосистем як дельта Дунаю, придунайські озера-лимани та Сасикське водосховище не буде повним, якщо не використати концепцію екотонів, як фундаментальну методологічну основу, бо перелічені водойми є типовими водними екотонами.

Вже давно було помічено, що в граничній зоні двох екосистем проявляється тенденція збільшення біологічного різноманіття, багатства видів та їх біопродуктивності. Це явище отримало назву "красового ефекту". На думку автора це не зовсім вірно, і таку тенденцію слід трактувати як причинно-наслідкове явище, а механізми виникнення цього феномену закладені глибше. Екотон виникає там, де дві суміжні екосистеми, що взаємодіють між собою, обумовлюють зовсім нові показники навколишнього середовища, котре характеризується рядом основних ознак і які не спостерігаються в екосистемах, що його утворили. Тут проявляється своєрідний екологічний синергізм, коли на межі двох екосистем утворюється середовище, якісно відмінне від кожної з них. Прояв такого синергізму у вигляді формування унікальних умов життя, специфічності енергопотоків та інше й слід називати "красвим ефектом". А виникнення в екотоні специфічного "згустку життя", для якого характерно збільшення видового різноманіття, багатства і продуктивності видів - це вже наслідки, які обумовлені вказаною причиною.

Дуже цікавий феномен екотону - збільшення його біопро-

дуційних характеристик в порівнянні з екосистемами, що його утворили. Отримані на прісноводних водоймах України дані по загальним потокам енергії в екосистемах та їх розподілу по трофічним рівням, дозволяють зробити висновок, що динаміка внутрішньоводоймених процесів у водних екосистемах стабілізується механізмами зворотного зв'язку і сукцесійні зміни в них визначаються переважно внутрішніми взаємодіями, тобто це - аутогенна сукцесія, що веде через ряд послідовних стадій до клімаксного стану. Динаміка же екотонів за своєю природою імпульсно-стабілізуюча, тобто її в значній мірі контролюють зовнішні сили на вході, що характерно для алогенної сукцесії. Ці зовнішні імпульсні дії на екотон лімітують наступ клімаксного стану і підтримують систему на більш продуктивному сукцесійному рівні. На стадії екологічної молодості в водних екосистемах, як правило, валова первинна продукція (А) перевищує рівень витрат на обмін всієї біоти (R), тобто співвідношення A/R більше 1. У цьому випадку підвищується вихід чистої продукції і спостерігається накопичення органічної речовини у вигляді біомаси (B). Таким чином, екосистеми на ранніх і середніх стадіях сукцесії характеризуються високим біопродукційним потенціалом. Внаслідок старіння екосистеми і наближення її до клімаксного стану співвідношення A/R прагне до 1, і біопродуктивність знижується.

В екотонах, де переважають алогенні сукцесійні процеси, А завжди більше R за рахунок зовнішнього енергетичного субсидування та виносу в суміжні екосистеми частки накопиченої продукції у вигляді B, а також продуктів розкладу та метаболізму. Таким чином, сталий високий біопродукційний потенціал як один із проявів краєвого ефекту належить до ос-

новних ознак, що відрізняють екотон як функціонально-структурне утворення.

При розгляді концепції екотонів необхідно зупинитися ще на одному питанні, яке в останній час має важливе теоретичне значення, а в подальшому буде пов'язане з практикою керування екотонами, як елементами ландшафту. Нова іде про межі екотонів. На основі зібраного по макрозообентосу матеріалу було зроблено спробу визначити межі водного екотону Кілійської дельти Дунаю. Порівняльний аналіз деяких структурно-функціональних показників макрозообентосу Сасикського водосховища, переднього морського краю дельти, р.Дунай від гирла р.Прут до м.Вилково та проток дельти показав, що межі екотонів типу ріка-море формуються у водоймах переднього краю дельти.

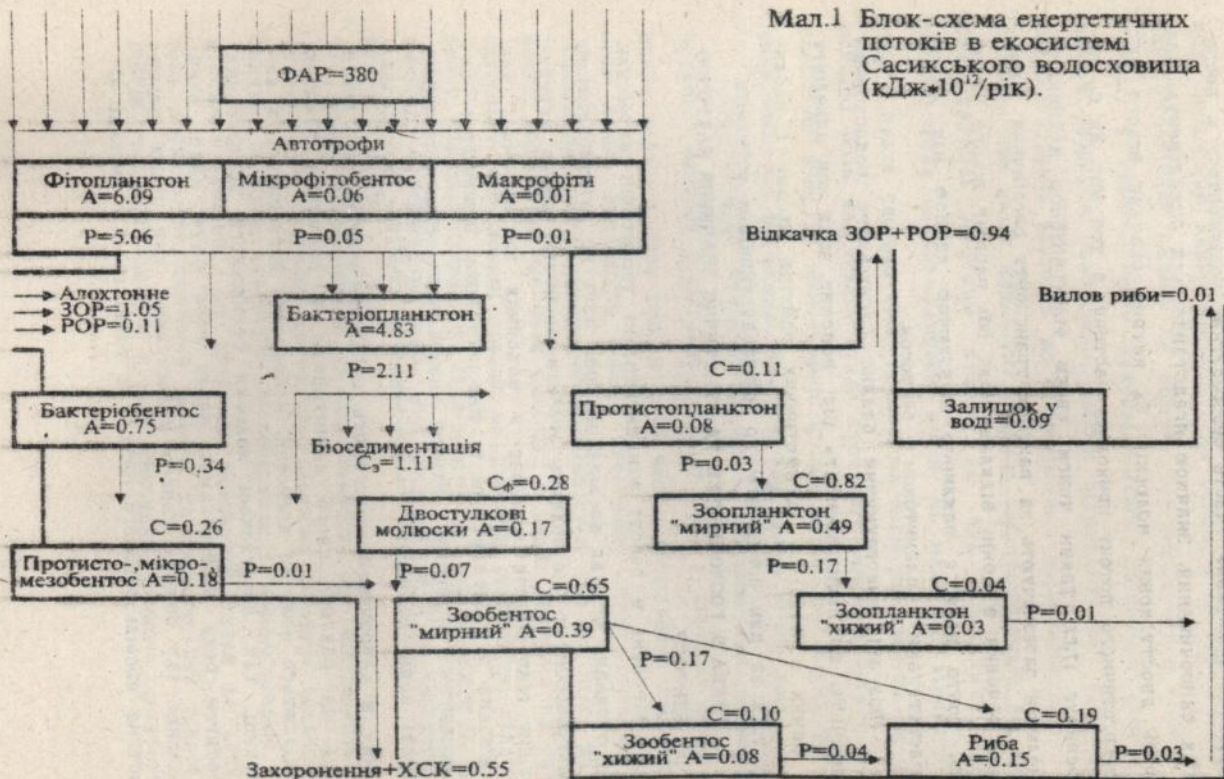
На закінчення цього розділу необхідно звернути увагу ще на одну важливу сторону при дослідженні екотонних зон - на їх властивість як резерватів рідкісних та вимираючих видів. Щодо цього, то отримані дані по макрозообентосу проток Кілійської дельти Дунаю свідчать, що водна екосистема цієї частини ріки знаходиться в пригніченому стані. Показники чисельності, біомаси та зустрічаємості видів тут значно нижчі ніж в основному руслі Дунаю або Сасикському водосховищі, що є небезпечним свідомством негативної дії антропогенних чинників на дельту. Тобто на цьому прикладі простежується роль екотонів як індикаторних зон. Вважається, що зміни антропогенного характеру, що накопичуються в екосистемах, в першу чергу проявляються саме в екотонній зоні, як найбільш чутливій в біологічному відношенні.

ГЛАВА 4. РОЛЬ МАКРОЗООБЕНТОСУ ЯК ШЛІСНОЇ ПІДСИСТЕМИ В ПРОЦЕСАХ ТРАНСФОРМАЦІЇ РЕЧОВИНИ ТА ЕНЕРГІЇ В ВОДОЙМАХ.

Загальну роль будь якої біологічної підсистеми в функціональних характеристиках водної екосистеми в цілому, можна виявити тільки на основі поглибленого вивчення продукційно-деструкційних характеристик на кожному трофічному рівні, приймаючи до уваги також абіотичну складову потоку енергії. В подальшому на основі порівняння загальної величини потоку енергії з тою її частиною, що проходить через підсистему макрзообентосу, можливо досягти кінцевого результату. Таким чином, ця частина роботи була пов'язана з складанням енергетичного балансу водної екосистеми, при цьому автор не ставив собі за мету складання такого балансу для всіх вивчених водних екосистем, було вибрано модельний об'єкт - Сасикське водосховище.

Складовини енергетичного балансу екосистеми водосховища в першу чергу є значення продукції, утвореної на різних трофічних рівнях, кількості органічної речовини та його деструкції внаслідок розсіяння частки енергії при трансформації по ланцюгам живлення. Були враховані також алохтонні органічні речовини та потік енергії, який виходить за межі екосистеми внаслідок відкачки води на меліорацію і в море з сестоном, що в ній міститься, а також за рахунок вилову риби та виходу її по каналу в Дунай. Загальний результат у вигляді схеми приведено на малюнку 1.

Складений енергетичний баланс довів, що всім макрзообентосом асимілюється за рік $0,64 \cdot 10^{12}$ кДж енергії, що дорівнює більш ніж 10% її прихідної частини, при цьому розсіюється за рахунок дихання $0,34 \cdot 10^{12}$ і накопичується у вигляді продукції більш ніж $0,3 \cdot 10^{12}$ кДж на рік. Це дуже ви-



Мал.1 Блок-схема енергетичних потоків в екосистемі Сасикського водосховища (кДж*10¹²/рік).

сокі показники, що свідчать про добрий стан кормової бази водойми і активну участь безхребетних макробентосу в процесах самоочищення. Значною представляється біосидементатійна роль двостулкових молюсків, C_e котрих складає всього 4,5% енергетичного потоку прихідної частини, в той час, як C_e перевищує 17,6%. Таким чином, своєю фільтраційною активністю молюски забезпечують за рахунок транспорту органічних завислих речовин в донні відклади біля 60% раціону всього бентосу, тобто вони є важливою зв'язуючою ланкою між двома підсистемами - планктоном і бентосом.

Взагалі, енергетичний баланс Сасикського водосховища свідчить, що продуктивність цієї водойми вища зон апвелінгу - одних з найбільш продуктивних районів океану і наближується за цим показником до найпродуктивніших естуаріїв.

ГЛАВА 5. ГОСПОДАРСЬКЕ ТА ПРАКТИЧНЕ ЗНАЧЕННЯ МАКРОЗООБЕНТОСУ.

Наведені в роботі фундаментальні теоретичні матеріали та отримані в ході досліджень нові дані по функціонуванню макробообентосу дозволяють зробити висновок, що це угруповання гідробіонтів відіграє у водоймах значну роль, яка пов'язана з господарським їх використанням. Безхребетні макробообентосу приймають активну участь в процесах формування якості води, як ресурсу водоспоживання. Особливо велике значення в самоочищенні відіграють організми-фільтратори, серед яких, за рахунок свого домінування у водоймах України виділяються молюски дрейсени, монодакни, перловниці та жабурниці. Так, двостулкові молюски Сасикського водосховища протягом року перепускають через себе об'єм води, який дорівнює 16,5 об'ємам самого водосховища, при цьому більша частина профільтрованого сестону з товщі води у вигляді аг-

лютинатів переходить у донні відклади.

З якісними характеристиками води пов'язана індикаторна роль організмів макрозообентосу, на основі якої виконується сапробіологічний аналіз. На відміну від планктонних безхребетних, у представників макрозообентосу достатньо довгий період розвитку, тому донні ценози підпадають під тривалу дію негативних факторів, що обумовлюються забрудненням, проявляючи при цьому адекватну реакцію. Сапробіологічний аналіз судноплавної частини Дунаю, що був виконаний по тест-об'єктах макрозообентосу, довів, що найбільш забрудненою є нижня частина ріки та протоки Кілійської дельти, де в останні роки намітилась стала тенденція переходу від α -мезосапробної зони до подісапробної, в той же час, як більшу частину ріки все ще можна віднести до β -мезосапробної зони.

Представники макрозообентосу, і особливо так званого "м'якого" бентосу відіграють важливу роль у процесах формування кормової бази риб. В свою чергу, дослідження кормової бази дають можливість робити прогностичні оцінки щодо потенціальних рибопродуктивних можливостей тієї чи іншої водойми. Розрахунки, що були виконані в цьому напрямку на Сакиському водосховищі довели, що доступні енергетичні запаси корму для риб складають 1361,1 кДж/м² рік, які формуються за рахунок найпростіших (12%), зоопланктону (44%) і макрозообентосу (44%).

Деякі представники макрозообентосу, які відрізняються прикріпченим способом життя, при масовому розвитку завдають значних збитків, утворюючи біоперешкоди у водопостачанні. У водоймах України - це дрейсени, моховатки, губки та деякі інші. Доскональне вивчення біології та екології цих гідробіонтів дозволило автору в ході виконання роботи розробити

спосіб ліквідації біоперешкод у водопостачанні зрошувальних систем, що виникають внаслідок розвитку біообрастань (А.с.Н 615908). Для боротьби з обрастаннями дрейсною каналів було запропоновано також використання деяких риб, що споживають цих молюсків.

Великі продукційні можливості, златність деяких представників макрозообентосу за короткий час накопичувати значну біомасу, є підставою для розвитку такого науково-практичного напрямку роботи, як прісноводна аквакультура. Перспективними об'єктами із макрозообентосу слід назвати черв'яків, ракоподібних та молюсків. Останні, наприклад дрейсени, спроможні перетворювати масу сестону в високоякісний білок. Тобто, за допомогою культивування молюсків-фільтраторів можна отримувати велику кількість додаткової продукції з джерел, які раніше не використовувались.

ВИСНОВКИ.

1. Прісноводний макрозообентос досліджених водойм та водотоків України представлений 28 групами гідробіонтів, до його складу входять губки, гідроїдні поліпи, моховатки, черв'яки, молюски, личинки комах. Загальний список організмів макробентосу налічує 352 види та форми безхребетних.

2. Макрозообентос прісноводних екосистем, до складу якого входять представники різних типів, класів, родин та рядів безхребетних, виступає в ролі структурно-функціональної цілісності, головне значення в якій відіграють домінуючі групи: двостулкові молюски, олігохети, амфіподи та личинки хірономід.

3. Визначена залежність швидкості споживання кисню від маси організму для дрейсен, монодаки, губок та корділофори.

4. Розраховані Р/В коефіцієнти на рік для домінуючих груп макрозообентосу Сасикського водосховища, свідчать про високий біопродукційний потенціал цієї водойми.

5. У водоймах України екологічний раціон (C_R) організмів-фільтраторів значно перевищує фізіологічний (C_F).

6. Двостулкові молюски бентосу - дрейсени, уніоніди та монодакни виявляють високий рівень біоаккумуляційної спроможності відносно важких металів, після загибелі молюсків більш ніж 70% накопичених металів на тривалий час виключається з біотичного кругообігу водної екосистеми.

7. Використання в роботі таких концептуальних положень сучасної гідроекології, як теоретичні розробки в галузі екологічних консорцій, детритних та пасовищних ланцюгів живлення, екологічних сукцесій, енергетичних субсидій, водних ектонів, а також енергетичного принципу оцінки трофічних зв'язків, біотичного кругообігу і продуктивності водойм, дозволили кількісно оцінити функціональні характеристики макрозообентосу на фоні кругообігу речовин та потоків енергії, що проходять по всій водній екосистемі.

8. Отримані на водоймах України нові дані по функціональним характеристикам макрозообентосу стали основою для теоретичного розвитку використаних у роботі фундаментальних концепцій консорцій безхребетних, екологічних сукцесій, детритних та пасовищних ланцюгів живлення, енергетичних субсидій та водних ектонів:

- Доведено, що у водному середовищі можливо існування консорцій гідробіонтів з центральним видом-едифікатором - гетеротрофом;

- види-детермінанти близьких життєвих форм (колоніальні фільтратори-седиментатори) у водоймах різного типу утворюють

консорції гідробіонтів із подібними структурно-функціональними характеристиками:

- у процесах енергозабезпечення макрозообентосу провідну роль в водних екосистемах мають не пасовишні, а детритні ланцюги живлення:

- переважання аlogenного впливу сприяє функціонуванню водної екосистеми в імпульсно-стабілізованому режимі, який затримує сукцесійний процес на більш продуктивній стадії, в цьому випадку для макрозообентосу характерно утворення так званих "хірономідних ценозів";

- висока продуктивність макрозообентосу в каналах України пов'язана з алохтонним енергетичним субсидуванням їх екосистем за рахунок потоку енергоносія, з водою у вигляді сестону:

- при збільшенні ймовірності зворотнього позитивного зв'язку продукційно-деструкційного характеру (аутогенні фактори) можливо існування екотонних зон як самостійних екосистем, а не підструктурних одиниць, це відноситься до крупних біогеоценотичних утворень (лімани, естуарії і таке інше).

9. Вперше складено енергетичний баланс водойми екотонного типу, перебудованої на водосховище. Показано, що 30% енергії від загального її потоку, що припадає на деструкцію органічних речовин бентосом, проходить крізь підсистему макрозообентосу. Загальний потік енергії, що проходить через екосистему водосховища є показником її високої продуктивності, яка співставляється з зонами апвелінгу та екосистемами естуарій.

10. Безхребетні бентосу за рахунок своєї функціональної активності мають велике практичне і господарське значення: як фактор формування якості води, як індикаторні

тест-об'єкти при сапробіологічному аналізі стану водних екосистем, як одні з провідних компонентів утворення кормової бази риб, як елемент біоти, що може створити біоперешкоди у водопостачанні та як перспективний об'єкт для науково-практичних розробок у галузі прісноводної аквакультури.

Основні роботи, що опубліковано по темі дисертації:

1. Биопродуктивность и качество воды Сасыкского водохранилища в условиях его опреснения/Т.А.Харченко В.М.Тимченко, А.И. Иванов и др.-К.:Наук.думка, 1990.-350с.

2. Гидробиология каналов Украинской ССР/ О.П.Оксиук, Г.Н. Олейник, Л.В.Шевцова и др.-К.:Наук.думка,1990.-240с.

3. Гидроэкология украинского участка Дуная и сопредельных водоемов/Т.А.Харченко, В.М.Тимченко, А.А.Ковальчук и др.-К.:Наук. думка,1993.-328с.

4. Харченко Т.А. Днепровская тарань (*Rutilus rutilus heskell* (Nogd.)) как фактор регулювання численности дрейссены в каналах//Биологическое самоочищение и формирование качества воды.-М.:Наука, 1975.-С.73-74.

5. Харченко Т.А., Шевцова Л.В. Динаміка розвитку зоообрастань в каналі Дніпро-Кривий Ріг// Гідробіологічні дослідження водойм України.- К.: Наукова думка, 1976.-С. 96-97.

6. Харченко Т.А. Макрозообентос Северо-Крымского канала как кормовая база рыб// Рыбохозяйственное освоение водоемов комплексного назначения.- М.:Наука, 1978.-С. 95-96.

7. Шевцова Л.В., Харченко Т.А., Мовчан В.А. Моляusk дрейссена в закрытой оросительной сети и средства борьбы с его обрастаниями//Гидротехника и мелиорация.-1979.-Н 5.-С. 53-55.

8. Шевцова Л.В., Харченко Т.А., Мовчан В.А. Токсическое

действие аммиачной селитры на Dreissena polymorpha (Pall)// Гидробиол. журн.- 1979.- 15, №3.- С. 74-78.

9. Харченко Т.А., Протасов А.А. Дифференциация Северо-Крымского канала по личинкам хирономид//Гидробиол.журн.-1979. -15, № 1.-С.39-42.

10. Харченко Т.А. Дрейссена в закритій зрошувальній мережі півдня України//Вісник АН УРСР.-1980.-№ 4.-С.93-96.

11. Харченко Т.А. Особенности сезонной динамики и пространственное распределение макрозообентоса Северо-Крымского канала// Гидробиол. журн.-1980.-16, №6.-С. 26-30.

12. Шевцова Л.В., Харченко Т.А. К вопросу о роли дрейссены в переработке взвешенных органических веществ Северо-Крымского канала//Гидробиол.журн.-1981.-17, № 5.-С. 53-57.

13. Харченко Т.А., Протасов А.А. О консорциях в водных экосистемах//Гидробиол.журн.-1981.-17, № 4.-С.15-20.

14. Харченко Т.А., Протасов А.А. К вопросу о детерминантах консорций//Гидробиол.исслед.водоемов юго-западной части СССР.-К. 1982.-С.124-126.

15. Харченко Т.А. Биологические помехи в закрытых оросительных системах и пути их устранения//Гидробиологические исследования водоемов юго-западной части СССР.-К.:Наук.думка, 1982. -С.123-124.

16. Харченко Т.А. Ценозы макрозообентоса Северо-Крымского канала//Гидробиол.журн.-1983.-19, № 1.-С.36-43.

17. Харченко Т.А., Шевцова Л.В., Понурко Я.В. Расселение дрейссены по каналу Днепр-Донбасс//Гидротехника и мелиорация. -1985.-№ 12.-С.34-35.

18. Харченко Т.А., Ляшенко А.В. Деструкция аллохтонного

органического вещества в присутствии дрейссены//Гидробиол. журн. -1985.-21, N 4.-С.90-94.

19. Харченко Т.А., Ляшенко А.В. Потребление кислорода пресноводными губками // Гидробиол. журн.-1986.-22, N3.-С. 98-100.

20. Харченко Т.А., Ляшенко А.В. Интенсивность обмена у монодакны цветной в условиях каналов//Гидробиол.журн.-1986.-22, N 6.-С.97-99.

21. Инженерная гидробиология: содержание, определение, задачи, методы/Оксиук О.П., Жукинский В.Н., Харченко Т.А. и др.- Гидробиол. журн.-1987.-23, N6.-С. 38-43.

22. Харченко Т.А. Сасикське водосковиме: екологічні проблеми опрісненого лиману//Вісник АН УРСР.-1988.-N 4.-С. 63-67.

23. Харченко Т.А., Ляшенко А.В. Макрозообентосные фильтраторы и их роль в минерализации органических веществ в водоемах// Вопросы гидробиологии водоемов Украины. -К.: Наукова думка. -1988.- С. 9-16.

24. Харченко Т.А., Ляшенко А.В. Структурно-функциональная характеристика поселений дрейссены в связи с их участием в формировании качества воды//Гидробиол.журн.-1988.-24, N 2.-С.44-51.

25. Харченко Т.А., Ляшенко А.В., Бойко С.Е. К методике изучения бентоса// Гидробиол. журн.- 1988.-24, N5.-С. 76-81.

25. Харченко Т.А., Ляшенко А.В., Давыдов О.А. Консорция пресноводной губки в канале Днепр-Донбасс//Гидробиол.журн.-1989.-25, N 2.-С.31-35.

27. Хомик А.П., Харченко Т.А. Роль двустворчатых моллюсков в перераспределении тяжелых металлов в канале Днепр-Донбасс//Гидробиол.журн.-1989.-25, N 2.-С.73-76.

28. Харченко Т.А., Ляшенко А.В. Годовая динамика энергетического обмена у дрейссены // Гидробиол. журн.-1989.-25, №3-С. 388-39.

29. Харченко Т.А., Ляшенко А.В. Потребление кислорода в пресноводных гидрондах // Гидробиол. журн.-1989.-25, №6-С. 387-90.

30. Харченко Т.А. Рыболодучивость опресненного лимана // Рыбное хозяйство.-1989, №8-С. 56-58.

31. Харченко Т.А. Значение вида-эдификатора в образовании консорциев водных беспозвоночных в каналах // Экология.-1989, №6, -С.63-67.

32. Харченко Т.А. Гидробиологические исследования на Дунае: проблемы и перспективы // Гидробиол. журн.-1990.-26, №3-С. 21-31.

33. Харченко Т.А. Концепция экотонів в гидробиологии // Гидробиол. журн.-1991.-27, №4-С. 3-10.

34. Kharchenko T., Uzunov J., Ljaschenko A. Das Macrozoobentos des Donauunterlufa // Limnologische Berichte. Der 29. Tagung der IAD. Wissenschaftliche Kurzreferate. UdSSR. Kiev: Molod, -1991.-S. 136-140.

35. Kharchenko T., Schewzowa L., Metelezkaja Z. Die Struktur und mineralisationsaktivitat bei den wirbellosen in den bewachsen von subversen wasserpflanzen des Kiliadeltes der Donau // Limnologische Berichte. Der 29 Tagung der IAD. Wissenschaftliche Kurzreferate. UdSSR. Kiev: Molod, -1991.-S. 186-191.

36. Харченко Т.А., Ляшенко А.В. Оценка качества донецкой воды по гидробиологическим показателям // Водные ресурсы.-1993, -20, №4-С. 514-519.

37. А.с.615908 (СССР) Способ борьбы с дрейссеной в на-

порных оросительных системах/Л.В.Шевцова, .И.И.Набока, Т.А. Харченко//Открытия, изобрет.-1978.-№ 27.-С.11.

38. Шевцова Л.В., Харченко Т.А. Методологические рекомендации по устранению обрастания дрейссеной (вакушкой) закрытых оросительных систем.-К.:Наук.думка, 1980.-16с.

39. Шевцова Л.В., Харченко Т.А. Технология устранения обрастания дрейссеной трубопроводов оросительных систем.-К.:Наук. думка, 1986.-30с.

40. Харченко Т.А., Хомик А.П., Слепиев А.Е. Сапробиологическая оценка состояния Дуная по зообентосу// материалы первой международной комплексной экспедиции по изучению Дуная (март 1988 г.). Ч.2.-К.-1988. деп. ВИНТИ, 09.01.89. № 210-В.89.

41. Видовой состав и продуктивность макрозообентоса Саянского водохранилища после обрешения и его значение в процессах формирования качества воды// Харченко Т.А., Ляшенко А.В., Воликов Ю.Н., Бойко С.Е. -К., 1990.-68с; (деп. ВИНТИ, 29.11.90. №60008-В90).

42. Макрозообентос Дуная. Сапробиологическая характеристика и комплексная оценка качества воды// Экспедиция "Голубой Дунай-90". Материалы сотрудников Института Гидробиологии АН Украины/ Харченко Т.А., Ляшенко А.В.-К., 1992.-279с. (деп. ВИНТИ, 19.05.92, №1638 - В92).

АННОТАЦИЯ

Харченко Т.А. Макрозообентос и его функциональные характеристики в пресноводных экосистемах Украины (рукопись).

Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.00.18. - гидробиология. Институт гидробиологии НАН Украины. Киев, 1994 г.

Защищается 73 научные работы и авторское свидетельство, содержащие теоретические исследования в области функционирования пресноводного макрозообентоса, результаты экспериментов по исследованию дыхания беспозвоночных и разработке способов ликвидации биопомех в водоснабжении. Макрозообентос, представленный 352 видами и формами беспозвоночных, выступает в роли структурно-функциональной целостности, ведущую роль в которой играют доминирующие группы организмов. Теоретические концепции консорциев беспозвоночных, детритных и пастбищных цепей питания, энергетических субсидий, экологических сукцесий, водных экотонів и энергетический принцип оценки продуктивности водоемов, позволили количественно оценить функциональные характеристики макрозообентоса. Полученные материалы послужили основой для фундаментального теоретического развития указанных концептуальных положений.

Осуществлена опытно-промышленная проверка и широкомасштабное внедрение способа ликвидации биопомех в водоснабжении, обусловленных обрастаниями дрейссеной напорных трубопроводов на большинстве крупных оросительных системах юга Украины.

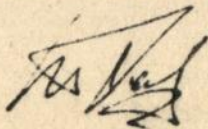
Kharchenko T.A. Macrozoobentos and its functional characteristics in freshwater ecosystems in the Ukraine (manuscript).

Dissertation for competition on scientific degree of Doctor of biological sciences on the speciality 03.00.16 - hydrobiology, Institute of Hydrobiology Ukrainian NAS, Kiev, 1994.

73 scientific articles and 1 author's certificate are upholding, that content theoretical investigations in the field of macrozoobenthos functioning in freshwater ecosystems, and also results of experimental studies on the rate of oxygen consumption of invertebrate and data on the development of defouling methods in water-supply. It is determined, that the macrozoobenthosis Ukraine is represented by 352 species and forms of invertebrate and play the role of the integral structural and functional subsystem in which the leading role play dominant groups. Conceptual theses as theoretical elaborations in the field of invertebrate consorciums, detritus and pasture links of feeding, energetic subsidies, ecological successions of water ecotones, and also energetic principle of trophic links estimation, allowed to quantitatively estimate functional characteristics of macrozoobenthos. Obtained materials where the basis for fundamental development of above mentioned conceptual theses.

Experimental and industrial examination of Dreissena defouling methods was carried out in waterpipes in the majority of the irrigational systems in the south of the UKRAINE.

КЛЮЧОВІ СЛОВА: МАКРОЗООБЕНТОС, ФУНКЦІОНАЛЬНІ ХАРАКТЕРИСТИКИ, КРУГОБІГ РЕЧОВИНИ, ПОТІК ЕНЕРГІЇ, КОНСОРЦІЯ, ЛАНЦЮГИ ЖИВЛЕННЯ, ЕНЕРГЕТИЧНА СУБСИДІЯ, ЕКОЛОГІЧНА СУКЦЕСІЯ, ЕКОТОН, ПРОДУКТИВНІСТЬ.



AB 31.437
AB 31.437

Підп. до друку 17.10.94.

Формат 60х84/16. Папір офс. Офс.друк.

Ум.друк.арк. 1,8. Обл.-вид.арк. 2,0. Тираж 100 прим.

Зам. 124.

Поліграфічна дільниця Інституту економіки НАН України,
252011 м.Київ-11, вул.Панаса Мирного,26.